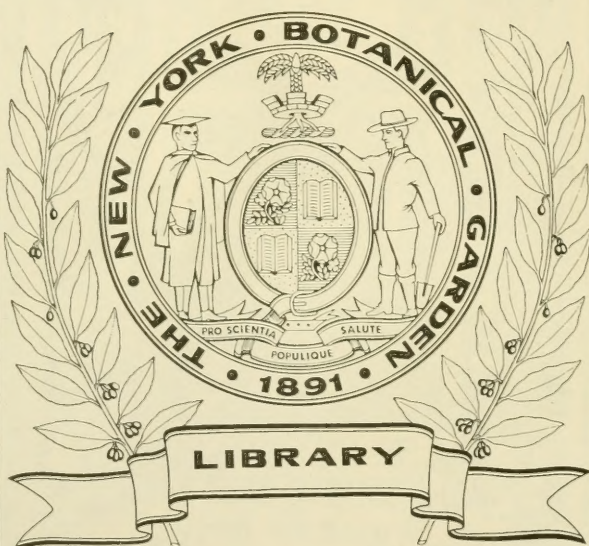


XM
•03

vol. 22-23
1920-1920



500
134

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

XXII. Band
1919/20

LEIPZIG
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
1920

Inhalt

I. Abhandlungen

	Seite
Gauger, Martin , Die Mendelschen Zahlenreihen bei Monohybriden im Lichte der Dispersionstheorie	145—198
Klatt, Berthold , Keimdrüsentransplantationen beim Schwammspinner. Ein experimenteller Beitrag zur Frage der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften. (Mit zwei Tafeln)	1—51
Lehmann, Ernst , Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre	236—260
Malinowski, Edmund , Die Sterilität der Bastarde im Lichte des Mendelismus	225—235
Stomps, Theo. J. , Über zwei Typen von Weißrandbunt bei <i>Oenothera biennis</i> L.	261—274
Wisselingh, C. van , Über Variabilität und Erbllichkeit	65—126

II. Kleinere Mitteilungen

Huene, F. v. , Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien	209—212
Kappert, H. , Über das Vorkommen vollkommener Dominanz bei einem quantitativen Merkmal	199—209
Nachtsheim, Hans , Crossing-over-Theorie oder Reduplikationshypothese?	127—141
Semon, Richard † , Über das Schlagwort „Lamarckismus“	51—52

III. Referate

Axt, Mary C. , Die Beugemuskeln der Hinterextremität von <i>Emys blandingi</i> . Ein Beitrag zur Phylogenie dieser Muskeln (Alverdes)	285
Baerthlein, K. , 1918, Über bakterielle Variabilität, insbesondere sogenannte Bakterienmutationen (Schiemann)	303
Bateson, W. and Sutton, Ida , 1919, Double flowers and sex-linkage in <i>Begonia</i> (Schiemann)	296
Boas, J. , Zur Beurteilung der Polydaktylie des Pferdes (Alverdes)	287
Bonnevie, Kristine , Om tvillingsfødslers arvelighet. Undersøkelse over en norsk bygdeslegt. (Über die Erbllichkeit von Zwillingsgewurten. Untersuchung über ein norwegisches Bauerngeschlecht.) (Alverdes)	143
— Polydaktyli i norske bygdeslegter. (Polydaktylie in norwegischen Bauerngeschlechtern.) (Alverdes)	142

	Seite
Boveri, Th., Zwei Fehlerquellen bei Merogonievorsuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partieller-merogonischer Seeigelbastarde (Hertwig)	216
Cockayne, E. A., „Gynandromorphism“ and kindred problems (Krüger)	55
Collins, E. J., Sex segregation in the Bryophyta (Schiemann)	296
Correns, C., 1918, Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses (Schiemann)	293
Crane, M. B., Heredity of types of inflorescence and fruits in tomato (v. Graevenitz)	223
Dürken, Bernhard, Einführung in die Experimentalzoologie (Klatt)	275
Goldschmidt, Rich., Crossing over ohne Chiasmotypie? (Seiler)	215
— On a Case of facultative Parthenogenesis in the Gypsy-Moth <i>Lymantria dispar</i> L. with a Discussion of the Relation of Parthenogenesis to Sex (Seiler)	213
Haecker, V., Die Erbllichkeit im Mannesstamm und der vaterrechtliche Familienbegriff (Siemens)	213
Hertwig, G., Kreuzungsversuche an Amphibien (Hertwig)	219
Herwerden, M. A. van, De Infloed van Radiumstralen op de Ontwikkeling der Eieren van <i>Daphnia pulex</i> (Stein)	286
— 1919, De terugkeer van een sedert zeven jaar verdwenen kenmerk in een cultuur van <i>Daphnia pulex</i> . (Die Rückkehr eines seit sieben Jahren verschwundenen Merkmals in einer Kultur von <i>Daphnia pulex</i> .) (Sirks)	62
Honing, J. A., 1917, Een steriele dwergform van Deli-tabak, ontstaan als bastaard. (Eine sterile Zwergform des Deli-Tabaks, als Bastard entstanden.) (Sirks)	60
Kajanus, B., Kreuzungsstudien an Winterweizen 1918 (Schiemann)	292
Kalt, B. und Schulz, A., 1918, Über Rückschlagsindividuen mit Spelzeigenschaften bei Nacktweizen der Emmerreihe des Weizens (Schiemann)	291
Kirstein, K., 1918, Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaft innerhalb der Pflanzengruppe der Gymnospermae (Schiemann)	301
Klausner, Priv.-Doz., Dr. E., Über angeborene bzw. hereditäre Zystenbildung im Bereiche der Talgdrüsen (Siemens)	144
Klebahn, I., Impfversuche mit Pfropfbastarden (Stein)	304
Lebedinsky, L. G., Darwins geschlechtliche Zuchtwahl und ihre arterhaltende Bedeutung (Alverdes)	282
Lohr, L., Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen (v. Ubisch)	223
Mayer-Gmelin, H., 1918, Mededeelingen omtrent enkele kruisings- en veredelingsproefnemingen. (Mitteilungen über Kreuzungs- und Züchtungsversuche.) (Sirks)	60
Naef, A., Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. (Kritische Betrachtungen über das sogenannte „biogenetische Grundgesetz“.) (Alverdes)	279
— Idealistische Morphologie und Phylogenetik. (Zur Methodik der systematischen Morphologie.) (Alverdes)	279

	Seite
Nilsson-Ehle, E. , 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen (Schiemann)	291
Palmgren, Rolf , Till Kännedom om Abnormiteters Nedärfning hos en del Husdjur. Referat. Zur Kenntnis der Vererbung von Abnormitäten bei einigen Haustieren (Klatt)	283
— Tvenne bastarder mellan getbock och färtacka, födda i Högholmens zoologiska trädgård (Klatt)	283
Pézard, M. A. , Transformation expérimentale des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés (Klatt)	284
Plate, L. , Vererbungsstudien an Mäusen (Alverdes)	284
Punnett, R. C. und Bailey, P. G. , Genetic studies in poultry. I. Inheritance of leg-feathering (Ellinger)	288
Rasmuson, Hans , Zur Genetic der Blütenfarben von <i>Tropaeolum majus</i> (Ellinger)	288
— Über eine <i>Petunia</i> -Kreuzung (Ellinger)	289
Raunkiaer, C. , Om Lövspringstiden hos Afkommet af Bøge med forskellig Lövspringstid. (Über die Sprossezeit der Nachkommen der Buchen verschiedener Sprossezeit.) (Ellinger)	289
Reimers, J. H. W. Th. , 1918, De studie der afstammingen, der bloedlynen en de karakteristiek van onze rundveerassen. (Das Studium der Abstammungen, der Blutlinien und die Charakteristik unserer Viehrassen.) (Sirks)	63
Renner, O. , Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von <i>Önothera</i> -bastarden (Tischler)	221
— Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger <i>Önotheren</i> (Tischler)	221
Schaxel, Julius , Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie (Alverdes)	276
— Über die Darstellung allgemeiner Biologie (Alverdes)	276
Schellenberg, G. , 1919, Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten (Schiemann)	298
Schulz, A. , 1915, Über einen Fund von hallstattzeitlichen Kulturpflanzen- und Unkräuter-Resten in Mitteldeutschland (Schiemann)	295
— 1916, Über einen Fund von hallstattzeitlichen Roggenfrüchten in Mitteldeutschland (Schiemann)	290
— 1918, Abstammung und Heimat des Roggens (Schiemann)	290
— 1918, Abstammung und Heimat des Rispenhafers und des Fahnenhafers (<i>Avena diffusa</i> Neilr. und <i>A. orientalis</i> Schreb.) (Schiemann)	295
Sperlich, Adolf , Die Fähigkeit der Linienenerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergelender Faktor (Lehmann)	299
— Über den Einfluß des Quellungszeitpunktes, von Treibmitteln und des Lichtes auf die Samenkeimung von <i>Alectorolophus hirsutus</i> All.; Charakterisierung der Samenruhe (Lehmann)	299
Steche, O. , Grundriß der Zoologie (Klatt)	53
Stieve, H. , Über experimentell, durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes (<i>Gallus domesticus</i>) (Klatt)	57

	Seite
Stieve, H. , Über Hyperphalangie des Daumens (Siemens)	64
Tammes, T. , 1918, De veredeling van het vlas in Nederland. (Flachszüchtung in den Niederlanden). (Sirks)	61
Thellung, A. , 1968, Neuere Wege und Ziele der botonischen Systematik, erläutert am Beispiele unserer Getreidearten (Schiemann)	293
Tjebbes, K. und Kooiman, H. N. , 1919, Erfelykheidsonderzoekingen by boonen. (Vererbungsversuche an Bohnenpflanzen.) (Sirks)	63
Wolk, P. C. v. d. , 1919, Onderzoekingen over blyvende modificaties en hun betrekking tot mutaties. (Untersuchungen über Dauermodifikationen und ihre Beziehungen zu Mutationen.) (Sirks)	58
Druckfehlerberichtigung (Schiemann)	224

BAND XXII HEFT I

DEZEMBER 1919

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (POTSDAM), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (POTSDAM)

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1919

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden. Der Preis des im Erscheinen begriffenen Bandes beträgt 40 Mk.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

Prof. Dr. E. Baur, Potsdam, Sedanstraße 7

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,

Schöneberger Ufer 12a.

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 30 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 8 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 15 Mk. für den Band bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.

Keimdrüsentransplantationen beim Schwammspinner.

Ein experimenteller Beitrag zur Frage der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften.

Von Berthold Klatt.

(Mit zwei Tafeln.)

(Eingegangen am 25. Juni 1919.)

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

In zwei Gruppen kann man nach der Versuchsanordnung die Experimente teilen, welche das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften zu entscheiden versuchen. Bei der einen Gruppe wird durch die Versuchsanordnung festgestellt, ob eine Änderung, die man am Körper der Eltern hervorruft, bei den Nachkommen auftritt, ohne daß bei diesen der Körper der gleichen Veränderung ausgesetzt war, und daraus eventuell eine spezifische Beeinflussung der betreffenden Erbanlage durch den Körper gefolgert. Die zweite Gruppe von Experimenten untersucht dagegen gerade diese Beziehungen zwischen Soma und Erbanlage genauer, indem sie Keimzellen mit genau bekanntem Anlagenkomplex in einen Körper von anderer erblicher Zusammensetzung bringt und nun feststellt durch Betrachtung der Nachkommen, die aus so vorbehandelten Keimzellen entstehen, ob eine spezifische Abänderung der Erbanlage im Sinne des fremden Somas stattgefunden hat. Indem also im ersten Falle die Versuchsanordnung über den Kernpunkt des Problems, die Beziehungen des Körpers zur Keimzelle, nur zu Vermutungen führen kann, wird das Ergebnis theoretisch mehrdeutig, wie die allbekannte Diskussion der zu Gruppe I gehörigen Versuche von Standfuß an Schmetterlingen, Kammerer an *Alytes* usw. zur Genüge gezeigt hat. Ein positives Ergebnis dagegen, gewonnen nach Anordnung II — selbstverständlich bei Vermeidung aller rein technischen

Einwände — würde die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften beweisen.

Solche Keimdrüsentransplantationen von einer Tierart auf die andere mit dem ausgesprochenen Ziel, das genannte Problem zu lösen, sind mit Erfolg erst im verflossenen Jahrzehnt, da jedoch mehrfach, vorgenommen worden: ich werde mich mit ihren Ergebnissen im letzten Teil dieser Arbeit näher zu befassen haben. Mir persönlich kam der Gedanke an solche Versuche und ihre theoretische Bedeutung bei der Anfertigung meiner Dissertation, deren Objekt besonders günstige technische Versuchsbedingungen bot. Im Frühjahr 1908 nahm ich dann Gonadenaustauschungen in größerer Zahl zwischen Nonne und Schwammspinner, sowie einige weitere zwischen Schwammspinner und Goldafter resp. Weidenspinner vor, die jedoch sämtlich ein durchaus negatives Resultat hatten: Die fremde Gonade degenerierte, so daß die schlüpfenden Falter in Wirklichkeit Kastraten waren. Es stimmt das völlig überein mit den gleichfalls negativen Resultaten von Meisenheimer und Kopeč, die — eine seltene Triplizität der Fälle — am gleichen Objekt zu gleicher Zeit das gleiche Experiment versuchten. Analoge Transplantationsversuche, die ich dann in den Jahren 1910 und 1911 an Hühnern vornahm, in Anlehnung an die Versuche Guthries, die inzwischen bekannt geworden waren, führten gleichfalls zu keinem Ergebnis. Wie Schultz und vor ihm Foges schon mitgeteilt haben, kann man ein Huhn überhaupt nicht vollständig kastrieren¹⁾, und das ist ja eine Vorbedingung für derartige Transplantationsversuche. Das Ovarialgewebe steht nämlich in innigster Verbindung mit der Wand der großen Hohlvene, die bei noch so vorsichtiger Präparation unfehlbar eröffnet wird. Nach den Erfahrungen bei meinen Versuchen, die sämtlich mit Verblutung der Tiere endeten, gelingt es bei sehr sorgfältigem Arbeiten zuweilen, das Ovarialgewebe ohne Verletzung der Vena cava abzulösen; aber die Tatsache, daß die direkt in die Vena cava gehende Eierstocksvene so außerordentlich kurz ist, daß es unmöglich ist, sie zu unterbinden, bewirkt zuguterletzt dann doch noch das unaufhaltsame Ausströmen des Blutes aus ihrer Einmündungsstelle in die Hohlvene. Ich kam daher 1911 wieder auf mein anfängliches Hauptobjekt, den Schwammspinner, zurück und beschloß, mir zunächst einige Rassen rein zu züchten, da bei Transplantationen innerhalb der Art Degeneration der

¹⁾ Auch Davenport fand bei seiner Nachprüfung der Guthrieschen Versuche, daß die Nachkommen stets von regeneriertem eigenem Keimgewebe stammten.

fremden Gonade nicht zu befürchten war. Hatte doch Meisenheimer über erfolgreiches Einheilen des Ovars sogar in eine fremde geographische Unterart, den japanischen Schwammspinner, berichtet. Der weiteren Schwierigkeit, daß in diesem Falle Verwachsung mit dem Ausführungsgange nicht eingetreten war, Eier also nicht abgelegt werden konnten, mußte man, wie ich zuversichtlich glaubte, dadurch begegnen können, daß man möglichst zahlreiche Operationen durchführte. Gab doch Kopeć an, daß bei seinen Gonadenaustauschungen zwischen den beiden Geschlechtern des Schwammspinners in einem hohen Prozentsatz der Fälle Zusammenheilen des Ovars mit dem Vas deferens oder des Hodens mit dem Ovidukt eingetreten war. Bei Übertragung der Keimdrüsen in ein Tier gleichen Geschlechts konnten die Aussichten also eher noch bessere sein.

Material und Züchtung im allgemeinen.

Mein Schwammspinnermaterial stammt vom Ufer des Müggelsees bei Berlin, wo in den Jahren 1911 und 12 eine größere Schwammspinnerkalamität bestand, die im Jahre 1913 erlosch, so daß ich in diesem letztgenannten Jahre im ganzen nur noch einige Dutzend Raupen fand, wo sie in den Vorjahren zu tausenden krochen. Das Erlöschen der Kalamität war meines Erachtens in erster Linie auf das Überhandnehmen von Tachinen und Schlupfwespen zurückzuführen, die in enormer Zahl zu beobachten waren. Es ist diese Beobachtung vielleicht nicht unwichtig, da es möglich ist, daß die weiter unten beschriebene Mutation („Schwarzrasse“) vielleicht durch den durch Anwesenheit des Parasiten geänderten Stoffwechsel der Raupe verursacht ist¹⁾. Auch über die Entstehung der Kalamität läßt sich einiges mutmaßen. Wie aus der folgenden Schilderung der Rassen hervorgehen wird, dürfte es sich bei der einen derselben („Gelbrasse“) um eine Kreuzung von *Lymantria dispar* mit *L. japonica* handeln. Ob hierfür nur einige verflogene Falter resp. verschleppte Raupen aus den Zuchten von Liebhaberentomologen verantwortlich zu machen sind, oder ob ein solcher vielleicht absichtlich einer größeren Zahl von Tieren die Freiheit gegeben hat, weiß ich natürlich nicht. Aber, die Richtigkeit meiner Anschauung von der Natur der Gelbrasse vorausgesetzt, würde das Entstehen der Kalamität vielleicht verständlich durch die „Blutauffrischung“, die so in unsere

¹⁾ Vergl. indessen hierzu die „Anmerkung bei der Korrektur“ auf S. 16.

heimische Rasse hineingebracht wurde und zu besonderer Fruchtbarkeit anregte. Auch diese Kreuzung von *L. japonica* mit *L. dispar* kann übrigens als eventuelle Ursachenquelle für die erwähnte Mutation (Kombination?) in Betracht kommen.

Meine Züchtungsversuche waren nicht gerade vom Glück begünstigt. 1913 kam ich infolge Erkrankung auf der Rückkehr von einer Forschungsreise in die Tropen leider mit solcher Verspätung in Berlin an, daß von den bereits geschlüpften Räupchen die meisten inzwischen verhungert waren; besonders von der seltenen Schwarzrasse lebten nur noch wenige Individuen, die in der Folge keineswegs sämtlich Nachkommen lieferten, so daß alle Schwarztiere meiner späteren Zuchten nur auf ein einziges Tier dieser Rasse im Jahre 1913 zurückzuführen sind. Seit 1913 habe ich keine Einkreuzungen fremden Blutes weiter vorgenommen. Während der ersten Kriegsjahre, wo ich selbst abwesend war, gab es natürlich weitere starke Verluste, und ich mußte zufrieden sein, daß die Rassen — durch möglichst weitgehende Inzucht — erhalten wurden. Alles in allem geht aus dem Gesagten hervor, daß mein Material nur auf einige wenige differente Individuen zurückgeht, und daß alle meine Tiere sehr nahe miteinander verwandt sind.

Von Zwitterbildungen oder irgend welchen Unregelmäßigkeiten hinsichtlich der Fortpflanzungsverhältnisse habe ich trotz dieser weitgehenden Inzucht nie etwas bemerkt. Auch die Fruchtbarkeit der Tiere ist eine unverändert gute. Zwar sind manche Gelege, wie weiter unten zu ersehen, klein im Verhältnis zu den Zahlen, die Freilandgelege bieten; aber es steht diese Kleinheit durchaus im Verhältnis zur Größe der Tiere, die unter dem Einfluß der Domestikation ja sehr rasch abnimmt. Ich habe schon wahre Zwerge beobachtet, die aber durchaus normal sich benahmen. Andererseits fallen ab und zu auch recht große Tiere, die unserem wilden Schwammspinner an Größe kaum nachstehen.

Gezüchtet habe ich während der ganzen Jahre in Einmachegläsern von 1—2 Litern Inhalt, die oben mit Mullgase zugebunden wurden. Das Futter bestand zuerst im Jahre meist aus Hasel, die ja früh treibt und durch ihre Verzweignungsverhältnisse in besonders günstiger Weise einen großen Raum bestreicht, so daß die jungen Räupchen bei ihrem dauernden Umherkriechen immer wieder auf die Nahrung gelangen, zumal wenn man ihren positiven Heliotropismus ausnutzt und die Gläser entsprechend stellt. Später wurde vorzugsweise Eiche als Futter benutzt. Die Zweige wurden stets in mit Wasser gefüllte Fläschchen gesteckt, und diese hineingestellt. Besonders wurde geachtet beim Reinigen und

beim Futterwechsel, daß keine Tiere zufällig in ein anderes Glas hineingelangen; zumal solange sie noch klein sind, kommt es ja auch bei peinlichster Vorsicht gelegentlich dazu, daß einmal eine auf den Tisch (weiße Unterlage) fällt. Diese wurden ohne Gnade getötet, um so unbedingt die Möglichkeit auszuschließen, daß das doch vielleicht aus dem vorher behandelten Glase stammende Tier in eine andere Zucht geriete. Bei der Paarung der Falter ist es eine unangenehme Tatsache, die manche beabsichtigte Kreuzung einzelner bestimmter Individuen verhindert, daß die Männchen früher schlüpfen und zugleich kürzere Lebensdauer haben als die Weibchen. Um dieser Schwierigkeit, wenigstens für die besonders wertvollen operierten Tiere wirksam zu begegnen, hielt ich im vergangenen Jahr die operierten Männchen und Weibchen in getrennten Zimmern, und zwar die ersteren in einem Nord-, die letzteren in einem Südzimmer. Die etwas geringere Temperatur im ersteren bewirkte auch tatsächlich eine kleine Verzögerung in der Entwicklung, so daß alle Männchen zu gleicher Zeit mit den Weibchen schlüpften. Die Paarung wurde gleichfalls in kleinen etwa $\frac{1}{2}$ Liter-Gläsern vorgenommen, die mit Gase zugebunden und auf die Seite umgelegt wurden. Die einzelnen Gelege wurden in Apothekerschachteln, deren Deckel durch Gase ersetzt wurde, im ungeheizten Nordzimmer überwintert (Temperatur nicht unter 0 Grad).

Beschreibung der normalen Schwammspinnerraupe.

(Fig. 11 und 15.)

Charakteristisch für die Larven der Lipariden, zu welcher Familie ja der Schwammspinner gehört, ist der Besitz der Trichterwarzen und das Vorhandensein von Sternhaarwarzen, die beim Schwammspinner im Gegensatz zu anderen Lipariden allein die Haare der Raupe tragen. Diese beiden Warzenarten sind neben den Füßen die einzigen morphologischen Elemente, welche durch ihre verschiedene Anordnung, Größe und Form neben der Färbung das bunte und nicht sehr übersichtliche Aussehen der Schwammspinnerraupe bedingen. Sie seien zunächst kurz besprochen.

Morphologische Elemente (vergl. Textfig. 1).

Die typische Anordnung der Sternhaarwarzen erkennt man am besten an einem der Segmente, in welchem keine Füße entwickelt sind,

also am 4. und 5. oder 10. und 11. Körpersegment, die ja bei den echten Raupen stets die einzigen fußlosen Segmente sind. Man kann an jedem solchen Segment vier Paare von Hauptwarzen erkennen, die in ziemlich gleichartigen Abständen rings um das Segment, und zwar in der transversalen Mittelebene desselben, angeordnet sind.

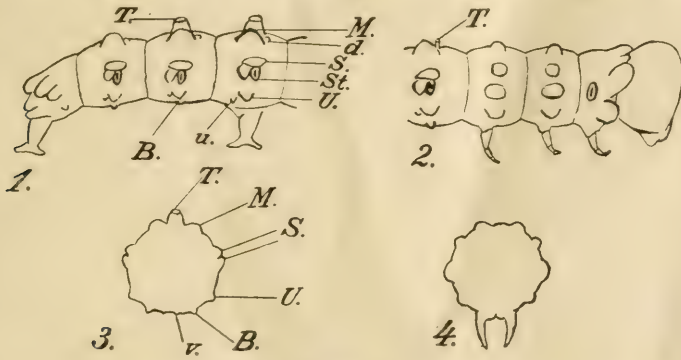
1. Auf der Dorsalseite zwei „Mittelwarzen“,
2. An den Seiten rechts und links eine „Seitenwarze“, welche jede eigentlich aus zwei Warzen besteht, also eine Doppelwarze darstellt. Der mehr ventral gelegene Teil ist etwas kleiner als der mehr dorsal gelegene, der auch zugleich eine Wenigkeit aus der transversalen Mittelebene in die vordere Hälfte des Segments vorgeschoben ist. Dicht vor der unteren, also unmittelbar unter dem Vorderteil der oberen Warze liegt das Stigma.
3. An der Grenze von Bauch und Seitenwand des Segments liegt jederseits eine „Unterwarze“.
4. Auf der Bauchfläche liegen als kleinste von allen Hauptwarzen zwei „Bauchwarzen“ in entsprechender Lagerung wie auf der Dorsalseite die Mittelwarzen.

Außer diesen Hauptwarzen finden sich noch drei Paar Nebenwarzen, die nicht alle in der transversalen Mittelebene des Segments gelegen sind.

1. Vor und zugleich zwischen den Mittelwarzen ein Paar „dorsaler Nebenwarzen“, deren jede in den jüngeren Stadien eigentlich nur durch ein alleinstehendes Haar repräsentiert wird. Bei älteren Raupen (nach vierter Häutung) steht dasselbe auf einer kleinen warzenartigen Erhebung.
2. Etwas unter und hinter den Unterwarzen jederseits eine „untere Nebenwarze“.
3. Zwischen den Bauchwarzen zwei sehr winzige „ventrale Nebenwarzen“.

Diese typische Anordnung ist in den übrigen Segmenten mehr oder minder verändert. Zunächst bedingt die Anwesenheit der Füße in den übrigen Segmenten eine Abänderung des Schemas insofern, als in denselben (Segment 1—3 und 6—9) die dort entwickelten Füße an Stelle der Bauchwarzen stehen, und die ventralen Nebenwarzen fehlen. In Segment 1—3 fehlen auch noch die unteren Nebenwarzen. Eine weitere Veränderung betrifft dann noch Segment 2 und 3, indem hier die beiden Hälften der doppelten Seitenwarze auseinanderrücken, was

vielleicht mit dem Vorhandensein der Flügelanlagen und dem Fehlen der Stigmen in diesen Segmenten zusammenhängt. Die obere der beiden Seitenwarzen ist hier erheblich kleiner als die untere. Zugleich sind die dorsalen Nebenwarzen etwas nach rückwärts genau zwischen die Mittelwarze gerückt. Das dürfte damit zusammenhängen, daß in diesen Segmenten keine den gleich zu besprechenden Trichterwarzen der übrigen Segmente ähnliche Bildungen vorhanden sind. — Die stärksten Änderungen zeigen dann das erste und letzte Körpersegment, in welchem alle Warzen mehr oder minder an den vorderen resp. hinteren Segmentrand gerückt sind unter Veränderung der Größe und Form. Im letzten



Textfig. 1.

1. 9.—12. Körpersegment, 2. 1.—4. Körpersegment der Schwammspinnerraupe. 3. Querschnitt durch das 10. Segment. 4. Querschnitt durch das 2. oder 3. Segment. *B.* = Bauchwarze. — *d.* = dorsale Nebenwarze. — *M.* = Mittelwarze. — *S.* = Seitenwarze. — *St.* = Stigma. — *T.* = Trichterwarze. — *U.* = Unterwarze. — *u.* = untere Nebenwarze. — *v.* = ventrale Nebenwarze.

Segment stehen die Füße (Nachschieber) nicht an Stelle der Bauchwarzen, die hier vorhanden sind, sondern hinter denselben. Seitlich und über dem After liegen jederseits ein paar starkbehaarter Platten, die vielleicht der sonst nicht vorhandenen Unterwarze und der unteren Nebenwarze entsprechen.

Die auf diesen Warzen stehenden Haare sind entweder sehr steif, borstenähnlich und stärkeren Kalibers, oder dünner und weicher, zugleich auch etwas länger. Die erstere Art findet sich auf den in der oberen Körperhälfte entwickelten Warzen, die zweite auf denen der ventralen Hälfte und zwar so, daß die Grenze zwischen den beiden verschieden behaarten Körperhälften genau mit der Grenze zwischen oberer und unterer Hälfte der Seitenwarze zusammenfällt. Die untere

Warzenhälfte hat also weiche Haare, die obere steife, wie sie auch den Mittelwarzen zukommen. Auch das einzelne Haar der dorsalen Nebenwarze ist eine steife Borste. — Vor der ersten Häutung finden sich eigenartige mit einem Bläschen versehene Haare (s. Fernald).

Die Trichterwarzen sind am stärksten entwickelt auf Segment 9 und 10 in Gestalt nur eines ausstülpbaren Organs genau zwischen den Mittelwarzen gelegen (auf allen Tafelfiguren gut zu erkennen). In Segment 4—7 stehen anstatt dessen je zwei kleinere zylindrische Erhebungen (besonders deutlich in Fig. 4 und 5 im ersten der abgebildeten Segmente) zwischen den Mittelwarzen, was den nicht weiter wundernimmt, der da weiß, daß der wesentlichste Teil dieser Organe, die Drüsenzellen, auch in dem größeren Organ des 9. und 10. Segments paarig sind. Im 8. (Genital-) Segment fehlen die Organe, obwohl die Drüsenzellen auch hier, wenn auch minimal, entwickelt sind. In den übrigen Segmenten fehlen die Drüsenzellen und damit auch die Organe (Klatt 1908). Die Trichterwarzen treten auf mit der ersten Häutung, die Drüsenzellen liegen schon vorher an den betreffenden Stellen.

Alle diese eben beschriebenen morphologischen Elemente der Körperoberfläche bestehen wie auch der Kopf aus festerem Chitin als die übrige Körperhaut. Im Zusammenhang damit steht es, daß die Größe aller dieser Teile zwischen zwei Häutungen unverändert dieselbe bleibt, während die übrigen weichen Teile der Haut zwischen zwei Häutungen des Wachstums oder wenigstens starker Dehnung fähig sein müssen. Jedenfalls sind gleich nach der Häutung die Warzen, der Kopf usw. relativ sehr groß; vor der nächsten Häutung dagegen erscheinen dieselben klein im Verhältnis zu den vergrößerten Hautpartien dazwischen. Die relative Größe dieser Teile zueinander ist ein gutes Mittel, um das Alter des Tieres zwischen zwei Häutungen zu schätzen.

Färbung der morphologischen Elemente.

Wie ganz im allgemeinen die Raupe in der Jugend schwarzgrau erscheint, so tragen auch die Sternhaarwarzen diese Farbe bis zur zweiten Häutung. Nach derselben sind die Mittelwarzen blau gefärbt, die Seitenwarzen noch immer schwarzgrau, höchstens etwas bläulich, die eine oder die andere ganz oder zum Teil gelblichorange gefärbt. Diese Hellfärbung einzelner Seitenwarzen tritt noch deutlicher mit der dritten Häutung zutage, aber es bleiben bei den meisten Tieren auch da noch eine Anzahl der Seitenwarzen dunkel. Bei der fertig aus-

gefärbten Raupe (nach der vierten Häutung) ist meist die obere Hälfte der Seitenwarzen rötlich, die untere gelblich, doch kommen, besonders in den letzten Segmenten auch jetzt noch bläuliche Tönungen vor. Von den Mittelwarzen dagegen bleiben im späteren Leben nur die in den fünf vordersten Segmenten blau, die anderen werden rot. Diese Scheidung tritt gewöhnlich mit der vierten Häutung, selten später, zuweilen schon mit der dritten ein. Und zwar ist es im letzteren Falle bedeutsam, daß vielfach diese Rotfärbung nicht in all den Segmenten, die später durch rote Mittelwarzen gekennzeichnet sind, sofort in aller Klarheit erscheint, sondern daß man in manchen Fällen gewissermaßen ein Zentrum mit deutlichster Ausbildung des Rot erkennen kann, von welchem nach vorn und hinten sich entfernend das Rot der Mittelwarzen immer undeutlicher und mehr mit blau vermischt erscheint. Dieses Zentrum ist stets das Genitalsegment (achtes Segment). Man könnte fast denken, daß hier irgend welche kausalen Beziehungen zwischen der Färbung und der Anwesenheit der Genitalorgane bestehen; auch das Fehlen der Trichterwarzen und die sehr minimale Entwicklung der zugehörigen Drüsen in diesem Segment legt einen solchen Gedanken an eine Einwirkung der Gonaden auf die Umgebung nahe. Es ist übrigens ferner bemerkenswert, daß unmittelbar nach der Häutung die blauen und roten Mittelwarzen schwach weinfarben aussehen, wobei die hinteren, später roten, eine etwas dunklere Tönung tragen. In kurzer Zeit nach der Häutung (höchstens zwei Stunden) ist dann die normale Ausfärbung geschehen, in den vorderen Segmenten sind sie blau, in den hinteren Segmenten rot. Das Rot ist vor der vierten Häutung meist ein Ziegelrot, nach der vierten Bordeauxrot. Die dorsalen Nebenwarzen, die als Warze ja erst mit der vierten Häutung auftreten (s. o.), sind bordeauxrot, wie die Mittelwarze, nur in Segment 1—3 nicht.

Die Trichterwarzen sind von ihrem ersten Auftreten (erste Häutung) an bis zur Verpuppung stets einheitlich rot gefärbt. Von den Haaren sind die steiferen dorsalen im allgemeinen schwarz, die weichen ventralen weißlich, doch kommt auch bei beiden Sorten rostrote Färbung vor.

Der Kopf ist bis zur dritten Häutung gleichmäßig schwarz gefärbt, doch kann man schon in der zweiten Häutung, solange der neue noch weiche Kopf durchschimmert, an diesem zwei breite, schwarze, senkrecht verlaufende Stirnstreifen erkennen (der späteren Lage der Fühler in der Puppe entsprechend), während der übrige Teil dann noch hell ist. Diese Zeichnung wird mit der dritten Häutung dauernd, nur

ist das Gelb auch außerhalb der breiten Stirnstreifen noch dunkel gesprenkelt.

Färbung der übrigen Haut.

Im Gegensatz zur Färbung der festen Chitinteile ist die Zeichnung und Färbung der übrigen Haut viel variabler, weil vermittels derselben, wie schon oben gesagt, in erster Linie die Größenzunahme erfolgt. Es ist interessant, wie in der Zeit zwischen zwei Häutungen ein und derselbe Farbfleck bei ein und demselben Tier Größe und Gestalt verändern kann. Hier dürfte ein geeignetes Objekt vorliegen, um über die Art, in welcher das Wachstum der einzelnen Elemente der Haut sich vollzieht, ins klare zu kommen. Höchst wahrscheinlich dürften entsprechende Untersuchungen auch zu einer Revision der allgemeinen schematischen Auffassung führen, daß das Wachstum der Insekten im wesentlichen nur während des Häutungsvorganges statt hat. Mit fortschreitendem Wachstum kann man im allgemeinen eine Zunahme der hellen Zeichnungselemente feststellen, während der dunkle Grundton allmählich zurücktritt. So erscheinen die Tiere gleich nach der Häutung viel dunkler, event. ohne merkliche Spuren der hellen Zeichnung, am Ende desselben Lebensalters, also vor der nächsten Häutung, sieht dasselbe Tier dagegen recht bunt und damit im allgemeinen heller aus (vergl. z. B. Fig. 7 mit 6). Dasselbe gilt aber auch, wenn man das Raupenleben als ganzes betrachtet. Im ersten Stadium sind die Tiere am dunkelsten, im letzten am hellsten. Die fortschreitende Aufhellung geht also gewissermaßen wie eine Springprozession vor sich: In der Zeit zwischen zwei Häutungen fortschreitende Aufhellung, mit der nächsten Häutung wieder einen Schritt zurück, doch nicht ganz soweit wie zu Beginn der vorhergehenden Häutung und dann wieder allmähliche Aufhellung, die nun aber weiter geht als im vorhergehenden Stadium. Inwieweit die hellen Elemente zwischen zwei Häutungen wirklich neu entstehen, oder ob das schwarze Pigment nur gewissermaßen wie überlagerter Staub sie zu Anfang des Stadiums überdeckt, um dann aufgebraucht oder zurückgezogen zu werden, das können nur histologische Untersuchungen lehren. Die eben gegebene Schilderung des allgemeinen Helligkeitseindruckes gelten nur für Betrachtung mit bloßem Auge oder mit schwacher Lupenvergrößerung. Stärkere Vergrößerungen, besonders Mikrophotogramme zeigen auch bei sehr jungen Tieren, wenigstens wenn es sich um solche kurz vor einer Häutung handelt, daß der allgemeine dunkle Grundton des Tieres, von dem die hellen, eigentlichen Zeich-

nungselemente eingefärbt sind, in Wahrheit doch schon marmoriert ist, wie das bei älteren Tieren (nach der vierten, gelegentlich schon der dritten Häutung) die Betrachtung mit bloßem Auge lehrt.

Die eigentlichen Zeichnungselemente — im Gegensatz zum Grundton — bestehen in den gelben Längslinien und der roten Mittelzeichnung (vergl. z. B. Fig. 11). Drei solcher gelben Längslinien sind vorhanden, von der ersten Häutung an, nur natürlich, wie aus der allgemeinen Erörterung soeben hervorgeht, nicht bei jedem Tier gleich nach den Häutungen von vornherein in ganzer Länge oder auch nur in größeren Teilstrecken sichtbar. Die dorsale Mittellinie zwischen der Mittelwarzenreihe, also dem Verlauf des Herzens entsprechend, je eine seitliche zwischen der Mittel- und Seitenwarzenreihe. Jedem Segment kommt normalerweise noch ein kleines Paar gelber Pünktchen zu, in der vorderen Segmenthälfte rechts und links von der Mittellinie vor den Trichterwarzen gelegen. Bei älteren Tieren (nach der vierten Häutung) heben sich die gelben Linien zum großen Teil nicht mehr deutlich ab, sondern haben oft die mehr weißliche Färbung der jetzt deutlichen Marmorierung, mit der sie verschmolzen erscheinen. — Im ersten Segment treten die hierhergehörigen Teile der gelben Seitenlinien erst mit der dritten (event. schon zweiten) Häutung als auffallend gelbe Flecke hervor. Übrigens ist die Anordnung der drei hellen Linien bis auf den Kopf hinauf zu verfolgen.

Die gelbe Mittellinie wird in Segment 4—8 mitten auf dem Segment unterbrochen von der roten schildartigen Mittelzeichnung. Am ausgedehntesten ist dieselbe auf dem Genitalsegment, hier auch meist heller, mehr rötlich statt rot gefärbt, was wieder an kausale Beziehungen, wie oben ausgeführt, denken läßt. Nach vorn zu wird sie von Segment zu Segment kleiner, beschränkt sich event. in Segment 4 nur auf die Umgebung der in ihrem Bezirk sich erhebenden zylindrischen Trichterwarzen. Auf Segment 9 und 10 nimmt die große Trichterwarze die Stelle dieser Zeichnung ein. — Die rote Zeichnung ist bereits vor der ersten Häutung deutlich zu erkennen, sie ist überhaupt das erste Zeichnungselement, das man bei den aus dem Ei geschlüpften Räumchen anfangs als einfachen helleren Fleck, noch nicht rot, auftreten sieht. In den späteren Stadien wird die Zeichnung immer relativ kleiner. Meist schon nach der dritten Häutung erkennt man auf der mehr ziegelroten Grundfarbe zentral eine dunkler rote Wölkung und mit der nächsten vierten (resp. erst fünften) Häutung ist die Zeichnung geschwunden oder, besonders auf dem Genitalsegment durch eine viel

kleinere tiefschwarze Zeichnung ersetzt, die zuweilen von einem schmalen bordeauxroten Saum eingefafßt erscheint. Diese eigenartige, vom Zentrum ausgehende Umkehr¹⁾ heller Zeichnungselemente in schwarz ist auch gelegentlich bei den gelben Punkten neben der Mittellinie zu beobachten (z. B. Fig. 1 und 16), wo gleichfalls nach der dritten Häutung ein mehr rötliches Zentrum im Gelb erscheint und nach der nächsten Häutung der Fleck schwarz mit gelber Einfassung sich darstellt (s. a. w. u. bei der Gelbrasse).

Mit der dritten resp. vierten Häutung tritt auch das schwarze quere Nackenband im Vorderteil des zweiten Segmentes auf.

Wie man aus der Schilderung erkennt, sind die einzelnen Zeichnungssegmente hinsichtlich ihrer Ausdehnung in räumlicher wie zeitlicher Hinsicht sehr variabel, und als ein wesentlich diese Variabilität mitbedingender Faktor erscheint mir die verschieden starke Tendenz zur Bildung schwarzen Pigmentes, die, wie oben gesagt, in der Jugend stärker, im Alter schwächer ist. Daher wird die volle Kompliziertheit des Farbkleides erst sichtbar mit den späteren Häutungen, und zwar verschieden zeitig, je nachdem die Tendenz zur Schwarzbildung bei dem betreffenden Tier stärker oder schwächer ist. Inwieweit man dieselbe modifizieren kann, müssen Versuche lehren. Es war mir auffallend, daß bei meinen im Winter vorzeitig getriebenen Tieren diese Tendenz zur Schwarzbildung geringer war, und demgemäß die einzelnen Stadien sich viel deutlicher voneinander abhoben. Hier war sofort nach der ersten Häutung das Mittelrot in voller Ausdehnung zu erkennen, während es meist erst weiter gegen die zweite Häutung hin wieder aus dem allgemeinen Schwarz sich herauszulösen beginnt. Hier trat mit der dritten Häutung bereits deutliche Rotfärbung fast aller Mittelwarzen ein, während im Sommer diese dann fast stets noch blau sind, was gleichfalls als Verdunkelung des Rot aufzufassen ist. Ebenso überwogen in dem marmorierten Grundton durchaus die hellen Elemente und zwar schon von der dritten Häutung ab, während ich im Sommer gelegentlich Tiere habe, die bis zur Verpuppung in weitem Umfange Verschmelzung der schwarzen Marmorierungselemente aufweisen, so daß nur hier und da ein wenig von der gelben Mittellinie oder den gelben Punkten sichtbar ist und alles übrige schwarz erscheint (Nigrismus, Paul Schulze, vergl. Fig. 3). Übrigens glaube ich auch ein allmähliches Nachlassen

¹⁾ Über ähnliche Beobachtungen an hellen Zeichnungselementen bei Säugetieren vergl. Haecker, 1918, S. 137, 153, beim Salamander Kammerer.

der Tendenz zur Schwärzung im Laufe der Generationen bei meinen Zimmerzuchten feststellen zu können. So extrem schwarze Tiere, wie ich sie mir 1912 und 13, also von den Freilandvorfahren, abskizzierte, finde ich jetzt kaum noch.

Bei dieser großen Variabilität der Färbung ist es schwer, eine Norm aufzustellen, die angibt, wie mit jeder Häutung das Farbkleid sich ändert. Und doch ist eine solche Kenntnis wichtig, um möglichst bei jedem herausgegriffenen Individuum das Lebensstadium angeben zu können, z. B., um bei der Transplantation auch wirklich Tiere gleichen Alters zu verwenden. Denn die Kopfgröße, nach der Judeich z. B. für die verwandte Nonne das Altersstadium bestimmt, dürfte vielleicht für Wildtiere einen geeigneten Maßstab abgeben, bei den starken Größen-differenzen in der Domestikation keinesfalls. Ich will also trotz der Schwierigkeiten dennoch versuchen, Alterskriterien nach dem Farbkleid zu geben:

Erstes Stadium. (Vom Ei bis zur ersten Häutung.) Anwesenheit der Bläschenhaare und Fehlen der Trichterwarzen gestatten ohne weiteres eine sichere Feststellung.

Zweites Stadium. (Von erster bis zweiter Häutung.) Im großen und ganzen schwarzgrau erscheinend, auch der Kopf und die Mittelwarzen. Im übrigen Zeichnung variabel.

Drittes Stadium. (Zwischen zweiter und dritter Häutung.) Wie vorher, doch die Mittelwarzen — sämtlich — blau; Kopf, solange noch weich, hell mit zwei schwarzen Stirnstreifen, später einheitlich dunkel, wie im Stadium zwei.

Viertes Stadium. (Zwischen dritter und vierter Häutung.) Kopf hell mit schwarzer Zeichnung. Mittelwarzen noch sämtlich oder zum großen Teil blau, wenn die hinteren schon rot, so mehr ziegel-farben, nicht bordeauxrot, Mittelzeichnung noch vorhanden.

Fünftes Stadium. (Zwischen vierter und fünfter Häutung.) Zuweilen genau so wie vor, doch meist schon durch die Anwesenheit der vorher fehlenden kleinen dorsalen Nebenwarzen (rot) unterschieden. In den meisten Fällen tritt jetzt Verlust der roten Mittelzeichnung und Umänderung des Ziegelrots der Mittelwarzen in Bordeauxrot auf.

Mit der vierten Häutung ist bei vielen Männchen die Maximalzahl der Häutungen erreicht. Andere, sowie die Weibchen machen noch eine fünfte Häutung, so daß dann im

Sechsten Stadium (zwischen fünfter Häutung und Verpuppung) sicher die unter fünf beschriebene definitive Färbung erscheint.

Eine sechste Häutung, wie Fernald sie als häufig beim Schwammspinner in Amerika beschreibt, habe ich nicht mit Sicherheit beobachtet.

Beschreibung der Gelbrasse.

(Fig. 1, 8, 9, 13, 16.)

Es ist wohl sicher, daß diese große räumliche und zeitliche Variabilität der Zeichnung nicht ausschließlich durch eine weitgehende Modifizierbarkeit erklärt werden kann, sondern daß sicher auch erbliche Verschiedenheiten vorliegen, daß man also vielleicht Rassen züchten könnte, etwa mit einer rasch verschwindenden roten Mittelzeichnung von geringer Ausdehnung, und andere mit starker Entwicklung derselben in räumlicher und zeitlicher Hinsicht. Oder Rassen mit starker Entwicklung der gelben Linien und solche mit geringer Entwicklung derselben. Oder starknigristische und wenig nigristische Rassen usw. Dieser Art sind die Rassen, an denen ich die Transplantationen vornahm, nicht. Die Unterschiede der benutzten Rassen sind weit deutlicher und weniger durch Modifizierung verwischbar. Ich will diese jetzt zu beschreibenden Rassen kurz bezeichnen als die „Gelbrasse“ und die „Schwarzrasse“ im Gegensatz zur „Normalrasse“, welche das im vorigen Abschnitt geschilderte Bild bietet.

Die Gelbrasse ist ausgezeichnet durch sehr starke Zunahme der gelben Zeichnungselemente, eine Zunahme, die besonders im Segment 3 und 4 zu einem ganz neuen Zeichnungsmuster führt. Doch auch hinsichtlich dieses neuen Zeichnungselementes ist zu bemerken, daß alle allmählichen Übergänge von Normal bis Extremgelb zu finden sind. Im extremsten Falle ist die ganze Rückenpartie des Segments 3 zwischen den Mittelwarzen eine leuchtend gelbe Fläche (Fig. 8 und 13). Dann gibt es Formen, bei denen vom hinteren Segmentrand in dies Gelb zwei dunkle Flecke vorspringen, andere, bei denen auch im vorderen Teil des gelben Feldes noch zwei dunkle Flecken entstehen (Fig. 9), dann schließlich solche mit einer Art Kreuzfigur, und so schließlich alle Übergänge bis zum normalen Tier mit seiner einfachen dünnen gelben Mittellinie und den zwei Pünktchen daneben. Es wird bei diesem allmählichen Ineinanderübergehen verständlich sein, daß es sehr schwer, wenn nicht unmöglich ist, gerade die Formen mit geringster Gelbentwicklung

in objektiver Weise von normalen zu unterscheiden. Ich habe mich dabei in erster Linie leiten lassen von dem allgemeinen Eindruck, den die Tiere bei der Betrachtung mit bloßem Auge machen. Wenn bei dieser Segment 3 nicht sofort als deutlich heller gefärbt auffällt, so rechne ich das Tier noch als normal; die Lupenbetrachtung des betreffenden Segmentes kann dann aber leicht wieder schwankend machen, da sie die Aufmerksamkeit auf Details lenkt, die vorher entgingen. Bezüglich des Gelb auf Segment 4 rechne ich ein Tier zu „normal“, bei welchem noch sichere Trennung der beiden gelben Pünktchen von der Mittellinie besteht. Bei „Gelbtieren“ sind sie mit derselben verschmolzen, so daß ein gelber Querfleck entsteht, der beträchtliche Ausdehnung erreichen kann, aber stets nur auf den vorderen Segmentrand beschränkt bleibt. Bei den extremsten Gelbtieren ist meist auch die rote Zeichnung auf dem Genitalsegment statt rot ebenfalls leuchtend gelb, sowie die zwei gelben Punkte auch auf den übrigen Segmenten, besonders auf den vorletzten viel ausgedehnter, sowie das letzte Segment in weiter Ausdehnung gelb. Aber es gibt alle möglichen Kombinationen: Tiere mit sehr gutem Gelb auf Segment drei und vier, aber nur rötlicher Zeichnung auf dem Genitalsegment, andere mit extremem Gelb auf dem Genitalsegment und schlechterer Gelbentwicklung auf drei und vier, dabei aber vielleicht starke Gelbzeichnung auf dem letzten Segment usw. Da es eine immense Arbeit verursachen würde, alle diese verschiedenen Kombinationen isoliert zu züchten, deren Zahl ja, wie man ohne weiteres sieht, nicht klein ist, und die auch wieder nicht das ganze Raupenleben hindurch gleich bleiben, so habe ich mich darauf beschränkt, eine Rasse mit einem möglichst stark entwickelten Gelb auf Segment drei und vier zu züchten, bei der jedoch das Gelb in den übrigen Segmenten nicht weiter beachtet wurde und daher variabel ist. Solche Tiere sind also unter dem Wort Gelbrasse zu verstehen.

Diese Rasse ist bereits vor der ersten Häutung deutlich zu unterscheiden von normalen Tieren. Für die Gelbzeichnung dieser Rasse gilt überhaupt dasselbe wie für die rote Mittelzeichnung, deren Platz sie ja zum Teil einnimmt (z. B. das Gelb auf dem Genitalsegment): Sie ist eine typische Jugendzeichnung, am schönsten bis zur zweiten oder dritten Häutung. Dann verliert sie sich mehr oder weniger (vergl. z. Fig. 1 mit 8 oder 13), und nach der letzten Häutung kann man dem Tier oft gar nicht mehr ansehen, daß es zur Gelbrasse gehöre. Es sieht dann oft aus wie eine normale Schwammspinnerraupe. Nur findet man die oben erwähnte Umkehr des Gelb in Schwarz hier häufig, besonders

schön in Segment 4; und der breite, schwarze gelbumrandete quere Fleck (Fig. 16) an der vorderen Segmentgrenze weist dann noch bis zur Verpuppung darauf hin, daß es sich um ein Gelbtier handelt.

Eine weitere Besonderheit der Gelbrasse scheint mir zu bestehen in einer weniger satten Rotfärbung der Mittelzeichnung, die mehr rötlich aussieht. Außerdem scheint mir die Haut der Gelbtiere zarter zu sein. Ich hatte beim Transplantieren viel mehr Abgang unter den Tieren dieser Rasse, da die Haut leichter reißt. Wie oben bemerkt, glaube ich, daß meine Gelbrasse eine Kreuzung von *L. dispar* mit *L. japonica* ist, denn die Raupen von *L. japonica* sind hauptsächlich durch die intensive Entwicklung der gelben Zeichnungselemente von *L. dispar* unterschieden. Meine Gelbrasse erscheint durchaus als eine Mittelform zwischen beiden geographischen Arten.

Beschreibung der Schwarzrasse.

(Fig. 2, 6, 7, 12.)

Von der Schwarzrasse habe ich im ganzen 17 Tiere gefunden, 11 im Jahre 1911, 6 im Jahre 1912, an ein und demselben Gebüsch, sonst nirgends, obwohl auf einer halben Stunde Weges Tausende von Raupen krochen. Ich glaube daher sicher¹⁾, daß es eine im Freien entstandene Mutation (Kombination?) ist, die ohne mein Dazukommen wahrscheinlich restlos verschwunden wäre beim Erlöschen der Kalamität 1913. Auch in meiner Zucht hing ihre Erhaltung infolge der oben beschriebenen unglücklichen Zufälle vom Am-Leben-bleiben eines einzelnen Tieres ab, auf das alle meine jetzigen Schwarztiere zurückgehen. — Im Gegensatz zur Gelbrasse handelt es sich hier um eine Färbungsvarietät, deren Charakter mit fortschreitender Entwicklung immer schöner und deutlicher hervortritt und im letzten Raupenstadium die deutlichste Ausbildung zeigt. Vor der ersten Häutung ist noch nichts von der schwarzen Längsbinde, die das Kennzeichen der Rasse bildet, zu bemerken, wenigstens habe ich bisher noch keine Möglichkeit gefunden, schwarze und

¹⁾ Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen ist mir von Herrn Prof. Dr. Baltzer mitgeteilt worden, daß er die Schwarzrasse vor zwei Jahren aus Schlesien erhalten habe. Danach scheint es sich also um eine auch andernorts vorkommende Varietät zu handeln, so daß es sich bei den wenigen Ausgangstieren meines Materials vielleicht nur um Nachkommen eines verschleppten Exemplars handelt, nicht um eine frisch aufgetretene neue Form.

nicht schwarze vor der ersten Häutung auseinander zu halten. Auch in anderer Hinsicht verhält sich die Schwarzrasse anders als die Gelbrasse: Es gibt keine allmählichen Übergänge. Ein Tier ist entweder schwarz oder nicht schwarz und hat im ersten Falle die Binde in voller Ausbildung. Und wenn bei jugendlichen Tieren (etwa nach der ersten Häutung) die Feststellung, ob schwarz oder nicht schwarz, zuweilen Schwierigkeiten macht, so liegt das nur daran, daß hier die allgemein vorhandene Tendenz zur Schwärzung naturgemäß die deutliche Abgrenzung einer ebenso gefärbten Binde nicht immer gestattet. Wenn weiter gegen die nächste Häutung zu aber die hellen Zeichnungselemente mindestens hier und da hervortreten, läßt sich unter allen Umständen die Entscheidung treffen. Man sieht dann nämlich, daß dieselben, soweit sie im Bereich der Binde liegen, von dieser verdeckt werden, an den anderen Stellen dagegen nicht. So sind die gelben Seitenlinien z. B. klar gelb vorhanden, die Mittellinie und die Pünktchen dagegen nicht. Sie scheinen nur stellenweise ganz schwach durch das Schwarz der Binde hindurch. Ebenso sieht die rote Mittelzeichnung, die ja im Bereich der Binde liegt, dann wie berußt aus, gleich als ob man sie durch ein schwarzes Glas betrachtete. Besonders die Zeichnung auf dem Genitalsegment, die ja stets etwas heller ist, erscheint demgemäß bei den Schwarztieren verdunkelt, was in Zweifelsfällen die Rassenfeststellung ermöglicht (Fig. 12). Nur die Trichterwarzen, die sich auf dem Gebiet der Binde erheben, sind stets in ihrer Farbe unbeeinträchtigt (besonders gut Fig. 2 und 7 zu sehen). Sehr leicht sind die Schwarztiere von Nichtschwarzen zu unterscheiden, wenn sie zugleich der Gelbrasse angehören. Auf Segment 4 fällt der gelbe Quersfleck völlig in den Bereich der Binde, ist also nicht oder — gegen die Häutung zu — zuweilen wie berußt zu erkennen. Dagegen von der breiten Gelbzeichnung auf Segment 3 ist nur die mittlere Partie von der Binde überdeckt, rechts und links daneben leuchtet das Gelb unverhüllt hervor, ein sehr charakteristisches Bild (z. B. Fig. 6 und 7). Eine weitere Möglichkeit, schon bei jugendlichen Raupen den Charakter als schwarz zu entscheiden, bietet das letzte Segment. Statt des sonst hellen Mittelfeldes sieht man den zugespitzten Endverlauf der schwarzen Binde (vergl. z. B. Fig. 2 mit 3). Mit der dritten oder vierten Häutung ist das Schwarz der Binde so dicht geworden, daß man nichts mehr von den darunterliegenden Zeichnungselementen erkennt. Das trotzdem solche vorhanden sind, sieht man gelegentlich bei Beschädigungen der Rückenhaut in der Gegend der Binde. So trat bei einem meiner operierten Schwarztiere

an der Narbenstelle die Marmorierung der Haut frei zutage, und im Verlauf der Binde erschien diese Stelle ausgespart. Die Binde setzt sich übrigens auch bis auf den Kopf fort (z. B. Fig. 2, im Gegensatz zu 1 und 3).

Die Haut der Schwarztiere war beim Operieren derber als die der normalen oder gar gelben Individuen. Auch scheinen die Schwarztiere überhaupt kräftiger und schnellwüchsiger zu sein und etwas größer zu werden als andere. Merkwürdig klein im Verhältnis zu gleichaltrigen gelben und normalen kamen mir dagegen beim Operieren ihre Keimdrüsen vor¹⁾. Nach der Begriffstrennung von P. Schulze muß man die Schwarzstreifigkeit als Melanismus bezeichnen im Gegensatz zum Nigrismus, der, wie oben bemerkt, auch bei den Raupen vorkommt. Eine extrem nigristische Raupe (Fig. 3) ist gar nicht mit einem echten Schwarzstreiftier (Fig. 2) zu verwechseln. Der Schwarzstreif zieht als einheitliches von vorn bis hinten gleich breit bleibendes Band in gleicher Farbenintensität über die Mitte des Segments wie die Segmentgrenzen hinweg, stets genau die Mittelpartie des Segments zwischen den Mittelwarzen einnehmend (also analog dem Verlauf des Herzens). Bei nigristischen Tieren sind oft in großer Ausdehnung die schwarzen Partien des marmorierten Grundtons verschmolzen, und demgemäß ist die Ausdehnung keine gleichartige in den einzelnen Segmenten, die Grenzen keine scharfen, meist bleiben die dünnhäutigen Intersegmentalpartien frei von Nigrismus, und wenigstens hier und da erkennt man unverhüllt Teile der gelben Mittellinie (z. B. in Fig. 3 in den ersten und letzten Segmenten) oder der roten Mittelzeichnung.

Die Vererbungsweise der Rassenunterschiede.

Sehr klar ist das erbliche Verhalten der Schwarzstreifigkeit. Sie verhält sich „nicht schwarz“ (gelb oder normal) gegenüber als einfach mendelndes Merkmal mit voller Dominanz des Schwarz. Einige Zahlenbeispiele aus Zuchten des Jahres 1918 mögen das zeigen.

Ich erhielt bei Kreuzungen zwischen schwarzen Heterozygoten folgende Aufspaltungen:

¹⁾ Sollte etwa doch eine ähnliche innersekretorische Beziehung zwischen Größe des Tieres und Kleinheit der Keimdrüse bei diesem Insekt bestehen, wie das bei den Säugetieren der Fall ist?

14 : 5	27 : 11	19 : 10
21 : 7	42 : 16	25 : 11
24 : 8	50 : 19	33 : 15
25 : 8	95 : 29	34 : 15
31 : 10		35 : 9
31 : 11		38 : 23
38 : 13		68 : 16.

Davon stimmen die Zahlen der ersten Reihe sehr gut, die der zweiten leidlich, die der dritten wenig gut zu dem zu erwartenden Verhältnis 3 : 1. Als Durchschnitt aller ergibt sich

650 : 236, d. i. etwa 2,75 : 1.

Bei Rückkreuzung eines Heterozygoten mit einem nichtschwarzen Tier erhielt ich im selben Jahre in vier Fällen

schwarz : nicht schwarz

13 : 15

21 : 27

34 : 47

41 : 45

109 : 134 oder 1 : 1,22.

Bei Kreuzung anderer schwarzer Individuen mit nicht schwarzen erhielt ich rein schwarze Nachkommen; dann handelte es sich eben um mindestens ein homozygot schwarzes Tier. — Es ist mir bisher noch nicht möglich gewesen homo- und heterozygote Schwarze durch irgend ein Merkmal zu unterscheiden.

Die Erbliehkeitsverhältnisse der Gelbrasse sind viel schwerer festzustellen. Hier handelt es sich ja um ein Merkmal, welches an vielen Stellen des Körpers sich zu erkennen gibt, aber, wie oben erörtert, nicht notwendig an allen in gleicher Weise. Die Feststellung der Intensität der Gelbnatur könnte also nur durch eine Beurteilung nach einer Art Punktwertungssystem erfolgen, wozu man alle Teile eines jeden Individuums genau untersuchen müßte und zwar in jedem Lebensalter, da in den einzelnen Stadien das Gelb bei jedem Exemplare variieren kann; also eine sehr mühselige Arbeit. Soviel scheint mir aber nach meinen längst nicht abgeschlossenen Versuchen sicher zu sein, daß auch Gelb dominiert über Normal. Zwar erhielt ich bei Kreuzung erstklassiger Gelbtierc mit normalen nicht in allen Fällen wieder ausschließlich erstklassige gelbe, sondern häufig Abstufungen bis zu „schlechten“ Gelben. Mit nicht ganz erstklassigen Gelben fielen

auch häufig einige wenige Normale. Dann handelte es sich eben wohl um ein heterozygoten Gelbtier. Niemals aber bestand Dominanz für normal, und ebensowenig fielen mir aus Kreuzungen einwandfrei normaler Tiere jemals auch nur „schlechte“ Gelbtiere. Gewisse Tatsachen lassen mich vermuten, daß wohl mehrere gleichsinnige Faktoren für Gelb bestehen dürften (Polymerie).

Das für die Vornahme der Transplantationen wesentliche Ergebnis der Erbliehkeitsuntersuchungen ist aber die sichere Feststellung, daß normal rezessiv gegen gelb, und daß nicht schwarz (gleichgültig, ob dabei normal oder gelb) rezessiv gegen schwarz ist. Damit ist die Versuchsanordnung bei der Transplantation gegeben. Es müssen die Rezessiven in die Dominanten transplantiert werden, also normal in gelb, resp. normal oder gelb in schwarz. So muß am ehesten, wenn Beeinflussung durch das Soma statthabte, dieselbe mit Sicherheit festzustellen sein.

Die Transplantationen und ihre Ergebnisse.

a) Die Operationen und das Verhalten der operierten Raupen.

Die Transplantation suchte ich auf möglichst jugendlichem Stadium durchzuführen. Vor der zweiten Häutung dürfte dieselbe wohl eine technische Unmöglichkeit sein. Denn die Tiere sind da nicht länger als 1 cm und dicker als 1 mm, die Keimdrüsen also nur Bruchteile eines Millimeters groß. Dagegen habe ich kurz nach der zweiten Häutung eine ganze Reihe gelungener Transplantationen vorgenommen, eine noch größere Zahl nach der dritten Häutung. Noch ältere Tiere habe ich nicht zu den Versuchen benutzt. Ich nahm keinen eigentlichen Austausch der Gonaden vor, sondern transplantierte nur in die eine der beiden Rassen (in die dominante Form, wie bereits gesagt), während die Tiere, von denen die transplantierte Gonade genommen wurde (die Rezessiven also) getötet, und dementsprechend die Keimdrüsen der erstgenannten nicht verwertet wurden. Die als „Wirtstier“ ausersehene Raupe wurde durch wenige Minuten Aufenthalts in einem mit Ätherdämpfen gefüllten Gläschen narkotisiert und dann in ein Operationsbrettchen eingespannt. Es dienten dazu kleine Brettchen aus Zigarrenkistenholz, die ich in den Körperproportionen der Raupe entsprechenden Abständen mit feinen Löchern versehen hatte, durch die Zwirnfäden gezogen waren. Man kann so das Genitalsegment bequem festlegen,

und seine Haut nach Belieben straffer oder lockerer spannen durch Anziehen der Fäden. Ein mittlerer Spannungsgrad ist am günstigsten für die Vornahme der Transplantation. Durch einen ganz leichten kurzen Schnitt mit der Pinzettenschere wird unter dem Binokular die Haut in der hinteren Partie des achten Segments quer eröffnet, und nun eine spitze Pinzette von hinten her möglichst tangential zur Oberfläche des Tieres unter die Haut des Genitalsegments eingeführt und die Gonaden eine nach der anderen hervorgezogen, was bei einiger Übung meist ohne weiteres gelingt. Besonderes Gewicht wurde darauf gelegt, daß die Gonaden unversehrt und vollständig entfernt wurden, und in jedem Falle mit der Lupe, nötigenfalls mit dem Mikroskop dies kontrolliert. Tiere, bei denen die Gonaden nur stückweise herausbekommen werden konnten, wurden nicht weiter benutzt. Nur so hat man für völlige Kastration des Wirtstieres, die ja Vorbedingung für einwandfreie Resultate ist, eine sichere Gewähr. Die Untersuchung der Gonade zeigt zugleich an, ob es sich um ein Männchen oder Weibchen handelt, denn äußerlich ist das ja nicht dem Tiere anzusehen. Nun muß man ein gleichaltriges Tier der anderen Rasse vom gleichen Geschlecht zur Transplantation finden und öffnet oft ein Dutzend hintereinander, ehe man ein solches findet¹⁾. Dauerte dies zu lange, so wurde auch hier wieder das vorbereitete Tier nicht verwendet, sondern ein neues vorbereitet, um nur ja möglichst frisch eröffnete Tiere von beiden Seiten zu benutzen. Die Tiere, von denen die Gonade genommen wurde, um sie einzupflanzen, wurden übrigens nicht narkotisiert und der besseren Übersicht halber der Länge nach eröffnet. So kann man die Gonade natürlich viel bequemer und sicher unverletzt entnehmen. Sie werden nacheinander mit der Pinzette an dem von der Gonade hinten abgehenden Ausführweg gefaßt und so, ohne daß die Keimdrüse selbst gequetscht werden kann, auf die Wunde des Wirtstieres gelegt, nachdem aus derselben vorquellende Lymphe mit Fließpapier sorgfältig abgetupft ist. Das ist nötig, denn sonst schwimmt die Gonade in diesem Lymphtröpfchen und ist kaum durch die Öffnung in den Körper hineinzudrücken. Dieses Einführen geschieht möglichst sanft mit der Breitseite der einen Pinzettenspitze. Ich schob sie stets nach hinten unter die Haut des folgenden (neunten) Segmentes. Die meisten

¹⁾ Auf den Gedanken, die von Steche festgestellten Unterschiede in der Hämolymphe zwischen Männchen und Weibchen zu benutzen, bin ich, wie ich gestehen muß, nicht gekommen. Die Benutzung dieser Kenntnis dürfte wesentlich zur Materialersparnis beitragen.

Schwierigkeiten macht das häufig immer von neuem vorquellende Blut, welches die Gonade immer wieder mit vordrängt. Oft genug geht so zu guterletzt noch das Tier verloren, indem die Wunde bei den erneuten Transplantationsversuchen zu weit aufreißt, oder der Darm verletzt wird. Dann ist es zwecklos, das Tier noch am Leben zu lassen, es geht doch ein. Am besten geeignet für die Transplantation fand ich die Tiere gleich nach der Häutung, wenn die Haut noch weit und faltig ist. Später gegen die nächste Häutung hin ist das Tier zu prall gefüllt, und die Blutung schwerer zu stillen.

Nach erfolgter Transplantation liegen die Tiere gewöhnlich 24 Stunden ganz still an einer Stelle. Die bloße Verwundung oder der Blutverlust oder die Narkose an sich verursachen einen so lange dauernden Chok nicht. Ich vermute, daß die Vermischung der beiden Blutsera mit die Ursache ist. Dieses lange Stillliegen ist sehr günstig für den Verschluß der Wunde, da so keine Körperbewegung die — übrigens sehr rasch sich bildende — Verklebung der Öffnung durch das gerinnende Blut wieder aufhebt. Ein besonderes Verschlußmittel habe ich nie benutzt.

Die Zahl der gelungenen Operationen, die ich durchführte, beträgt 673. Als gelungen betrachte ich, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, die Fälle, bei denen einwandfreie Kastration des Wirtstieres vorhergeht, und zwei nicht beschädigte Gonaden ein und desselben Tieres eingeführt sind, ohne daß eine sichtbare Verletzung des Darmes oder zu starke Beschädigung der Haut bei der Operation stattgefunden haben. Es wird nach der eben gegebenen Schilderung verständlich sein, wenn ich die Zahl der für diese 673 Operationen verbrauchten Raupen auf mehrere Tausend schätze.

Nicht ganz ein Drittel von den 673 operierten Tieren kam glücklich durch bis zum Falterstadium, und zwar mehr Weibchen als Männchen:

Von 321 Weibchen erhielt ich 112 Falter = 34,8%.

„ 352 Männchen „ „ 78 „ = 22,1%.

Die Männchen hatten also eine erheblich größere Sterblichkeit. Dieselbe mag ihren Grund zum Teil darin haben, daß ich, wie oben angegeben, die beiden Geschlechter in verschiedenen Zimmern zog, und das kühlere Nordzimmer, in welchem die Männchen später gehalten wurden, eine etwas günstigere Gelegenheit zur Entwicklung von Darmkrankheiten bot. Immerhin starben aber auch schon in der ersten Woche nach der Operation, wo beide Geschlechter, der besseren Beob-

achtung wegen, gemeinsam an meinem Arbeitsplatz blieben, mehr Männchen als Weibchen, und zwar

129 (= 36,6%) gegen 111 (= 34,5%).

Wenn es sich wirklich um einen konstanten Unterschied handelt, liegt der Grund vielleicht darin, daß man, um die weit größeren Hoden zu transplantieren, bei männlichen Tieren die Operationswunde leicht größer macht als bei weiblichen.

Die Tiere, die in der ersten Woche starben, gingen regelmäßig ein an Darmverschluß, wohl infolge von Darmverletzungen, die bei der Operation nicht bemerkt worden waren. Der Darm erschien mit der Operationswunde verklebt und hier mit jauchiger Flüssigkeit gefüllt, während in der vorderen Partie noch normale grüne Pflanzenmassen sich fanden. Das ganze Hinterende der Raupe hinter der Operationsstelle trocknet zusammen und das Tier stirbt. — Da solche Darmverletzungen leichter eintreten, je kleiner das Objekt, so ist zu erwarten, daß die zwischen zweiter und dritter Häutung operierten Tiere eine größere Sterblichkeit aufweisen, als die zwischen dritter und vierter operierten:

Von 134 Männchen, vor dritter Häutung operiert, starben in der ersten Woche 68 = 50,7%.

Von 105 Weibchen, vor dritter Häutung operiert, starben in der ersten Woche 60 = 57,1%.

Dagegen von

217 Männchen, nach dritter Häutung operiert, starben in der ersten Woche 61 = 28%.

217 Weibchen, nach dritter Häutung operiert, starben in der ersten Woche 51 = 23,5%.

Unterschiede in der Sterblichkeit nach der Operation bei den verschiedenen Rassen (Gelb und Schwarz) konnte ich mit Sicherheit nicht feststellen.

Die Aussichten, die Mehrzahl der operierten Tiere bis zum Falter durchzubringen, sind also nach der Sterblichkeit nach der Operation beurteilt, recht gute, besonders wenn man nach der dritten Häutung transplantiert, und wenn ich trotzdem nur rund ein Drittel der operierten Tiere durchbrachte, so liegt das an Infektionskrankheiten, die mit dem regnerischen Wetter Ende Juni 1918 leider ausbrachen und große Verheerungen in allen meinen Zuchten anrichteten.

Um den Einheilungsprozeß der Gonaden zu verfolgen, wurden außer den sterbenden Tieren, die fast alle untersucht wurden, nur wenige gesunde

geopfert. Selbst zwei Monate nach der Operation zeigten die Keimdrüsen noch ganz normales Aussehen in Färbung und Größe, wie bei gleichaltrigen Kontrollraupen. Aber sie waren völlig frei verschieblich in der Leibeshöhle, nicht, wie normal, an der fadenförmigen Anlage des Ausführungsganges befestigt, zeigten auch keine Neueinwucherung von Tracheen. Wenn es sich bei diesen untersuchten Exemplaren also nicht zufällig um solche handelt, bei denen späterhin noch Degeneration des Transplantats eingetreten wäre, so kann man wohl schließen, daß die Hämolymphe genügend Sauerstoff enthalten muß, um die Gonade zu versorgen. Immerhin ist die geringere Umspinnung mit Tracheen und damit doch wohl schwächere Sauerstoffversorgung wichtig zu vermerken als mögliche Quelle etwaiger Mutationen und auch als möglicher Grund für die später zu erörternde Verschiedenheit im Anheilen von Ovar und Hoden. — Bei einigen der seziierten Raupen hatten die Gonaden, die ich bei der Operation stets bestrebt war möglichst nach hinten in das Tier zu schieben, doch wieder ihren normalen Platz in der Rücken-gegend des achten Segments eingenommen.

b) Das Verhalten der Falter.

Von den 112 weiblichen Faltern, die schließlich schlüpften, war bei 23 (= ca. 20%) Verwachsung der transplantierten Gonade mit dem Ausführungsgang eingetreten. Diese Fälle verteilen sich auf die beiden Rassen und die zwei Gruppen der vor und der nach der dritten Häutung Transplantierten wie folgt: Auf 64 Schwarztiere 15, auf 48 Gelbtiere 8 Verwachsungen; von 32 vor der dritten Häutung operierten 6, und von 80 nach derselben operierten 17 Verwachsungen.

Normale Eiablagen erhielt ich aber keineswegs von allen 23 Tieren, sondern nur von 9 (7 Schwarz- und 2 Gelbtieren). Die Gründe hierfür sind verschiedener Art. In einer früheren Arbeit (Klatt 1913) habe ich mitgeteilt, daß in der Regel beim Schwammspinner eine normale Eiablage nicht eintritt, wenn das Weibchen unbegattet bleibt, und zwar ist, wie entsprechende Versuche mit verschiedenartig kastrierten Männchen zeigten, eine vollwertige Spermaejakulation nötig, um beim Weibchen normale Eiablage auszulösen. Begattung ohne Spermaejakulation verursacht nur eine „rudimentäre“ Eiablage von wenigen lose

¹⁾ Übrigens habe ich inzwischen ersehen, daß schon 1895 Fernald diese Verschiedenheit in der Eiablage unbegatteter und begatteter Weibchen beim Schwammspinner in Amerika gleichfalls gefunden hat.

abgesetzten Eiern, die auch bei gar nicht begatteten, isolierten Weibchen nach längerer Zeit einzutreten pflegt¹⁾. Nun ist es bei operierten Tieren unmöglich durch äußere Untersuchung des Lebenden festzustellen, ob Verwachsung stattgefunden hat oder nicht, weder beim Weibchen noch beim Männchen. Ich mußte also auf gut Glück jedes schlüpfende Weibchen mit möglichst vielen der gerade vorhandenen kurzlebigen Männchen paaren, um so vielleicht die zur Erhaltung von Nachkommen nötige Kombination zu erzielen, daß ein Männchen, bei dem Verwachsung eingetreten war, mit einem Weibchen, bei dem dieselbe gleichfalls statt hatte, kopulierte. Nur in diesem Fall war eine normale Eiablage von operierten Tieren zu erwarten. Setzte das Weibchen dagegen nur Wolle ab, so konnte der Grund für diese rudimentäre Ablage entweder an ihm selbst liegen, insofern bei ihm keine Verwachsung eingetreten war, oder an dem Männchen, bei dem das Gleiche der Fall, vollwertige Ejakulation also unmöglich war, oder an beiden Teilen. Wurde mit der Wolle auch zugleich ein Ei abgesetzt, so war dadurch für das Weibchen die Tatsache der Verwachsung bewiesen, für das Männchen dagegen konnte dieselbe als sehr unwahrscheinlich angesehen werden.

Keines der Weibchen ergab nun nach Kopulation mit operierten Männchen eine normale Eiablage (Ausnahme vielleicht Fall Nr. 10), wohl aber fanden sich bei einigen in der prompt abgesetzten Wolle zugleich ein oder einige Eier. Solche Weibchen ließ ich dann, da ja nach der eben ausgeführten Überlegung anzunehmen war, daß sie kein Sperma empfangen hatten, und somit unbefruchtete entwicklungsunfähige Eier abgesetzt hätten²⁾, schleunigst von einem nicht operierten Männchen derjenigen Rasse begatten, welcher die transplantierte Gonade angehörte, und erhielt dann auch meist prompt die normale Eiablage. Nur in zwei Fällen derartiger Weibchen gelang es merk-

¹⁾ Übrigens ist die Art des Wolleabsetzens ja gleichfalls verschieden, je nachdem ob eine vollwertige Begattung vorhergegangen ist oder nicht, wie ich auch schon 1913 bemerkt habe. Das sieht man sehr schön besonders an Weibchen, bei denen keine Verwachsung eingetreten ist. Trotzdem sie somit keine Eier legen können, wird die Wolle doch fest wie bei normaler Eiablage abgesetzt, sofern das Tier normal begattet ist, und man erkennt in der Wolle reihenweise geordnet die kleinen runden Abdrücke der Genitalmündung, die also ebenso sorgfältig Kitttröpfchen neben Kitttröpfchen gesetzt hat, wie wenn die Eier mit abgesetzt wären. Bei rudimentärer Ablage also auch nach Kopulation durch ein nicht normales Männchen, findet sich davon nichts, sondern nur etwas lose abgesetzte, leicht wegzublasende Wolle.

²⁾ In meinem Material habe ich die ganzen Jahre hindurch niemals eine parthenogenetische Entwicklung von Eiern beobachten können.

würdigerweise keinem der normalen Männchen, die ich nacheinander setzte, zu kopulieren¹⁾, und so fielen diese beiden Weibchen mir leider für die Nachzucht aus, obwohl die Sektion die erwartete normale Verwachsung der Ovarien mit den Ausführgängen bestätigte.

Nachdem ich durch Sektion einer größeren Zahl operierter Männchen festgestellt hatte, daß die Aussichten bei diesen, einen normal zusammengewachsenen Genitalapparat zu treffen, sehr gering seien, paarte ich von vornherein die schlüpfenden Weibchen sofort mit nicht operierten Männchen, so daß dann also stets eine normale Füllung des Rezeptakulums mit Sperma stattfand. Trotzdem erhielt ich aber auch dann noch von einigen der Weibchen, bei denen die nachfolgende Sektion Verwachsung feststellte, keine normale Eiablage, sondern nur einige wenige, allerdings fest mit Wolle angekittete Eier oder nur die Ablage der Wolle. Da waren es natürlich Besonderheiten der Weibchen, die das Absetzen normaler Eiablagen verhinderten. Und zwar waren in vier Fällen wahrscheinlich nur ein oder zwei Eiröhren mit dem Ovidukt verwachsen. Vielleicht, daß bereits bei der Transplantation eine Beschädigung der betreffenden Gonaden stattgefunden hatte. In sieben weiteren Fällen, wo gleichfalls trotz tagelangen Wartens nach der Kopulation durch normale Männchen nur Wolle oder wenige Eier abgesetzt wurden, ergab die Sektion richtig Verwachsung des Ovars mit dem Ovidukt, aber dieser war um vieles länger, als er normalerweise ist. Das erste Ei lag hoch oben in der Leibeshöhle. Vielleicht war diese abnorme Verlängerung des Ausführganges der Grund, daß keine Eier weiter abgesetzt wurden. Über die feineren Vorgänge, wie, aus welchen Ursachen, in welcher Reihenfolge die Eier aus dem Ovar in den Ovidukt und nach außen gelangen, sind wir ja kaum unterrichtet.

¹⁾ Woran das in diesen Fällen lag, ist schwer zu sagen; ich habe früher (1913) angegeben und inzwischen auch mehrfach bestätigt gefunden, daß Weibchen mehrmals kopulieren können. Vielleicht war bei diesen zwei operierten Tieren die Lagerung der reifen Eier im Leib keine ganz normale und dadurch die Form des Hinterleibes eine derartig veränderte, daß eine Einführung des Penis unmöglich wurde; jedenfalls sah ich, daß der Hinterleib eine derartige Form besaß, daß die Genitalöffnung in eine Falte zu liegen kam. Von oben her drängte offenbar die Eimasse nach hinten, wurde aber instinktmäßig zurückgehalten. Dieses Zurückhalten, oft von starken Zuckungen des Leibes begleitet, kann man auch bei normalen Weibchen, die nicht kopuliert haben, beobachten. Kommt nun hier bei diesen operierten Tieren noch eine anormale Lagerung der Eier im Hinterleib dazu, so mögen alle diese Momente zusammen vielleicht eine Erklärung für das Nichtkopulieren geben.

— Ein weiteres Weibchen, bei dem Verwachsung eingetreten war, ging durch einen unglücklichen Zufall zugrunde, bevor es benutzt war.

Bei allen übrigen operierten Weibchen war keine Verwachsung zwischen Ovar und Ovidukt eingetreten, obwohl bei einigen die sehr große Menge reifer Eier bis gegen das Hinterleibsende gedrängt lag. Bei anderen lag die geringere Masse der Eier sehr weit oben in der Leibeshöhle. Bei 16 habe ich notiert: „Wenige Eier“ (d. h. von einem bis zu etwa einem Dutzend), bei fünf „Keine Spur des Ovars zu finden“. — Bei sieben Tieren hatte die Hauptmasse der Eier noch ein unreifes Aussehen, in einem dieser Fälle bot das eine Ovar noch ganz das Bild eines Raupenovars.

Bei den Männchen scheint die Transplantation viel ungünstigere Aussichten auf Entstehen eines völlig normalen Genitalapparates zu bieten. Bei acht Männchen (von 78) fand ich — makroskopisch — keine Spur des Hodens. Bei 16 (= auch ca. 20%) war Verheilung eines oder beider Hoden — meist eines jeden für sich — mit einem oder beiden Ausführungsgängen eingetreten. Aber es handelte sich um mehr oder minder kümmerliche Hodenreste, die auch selten die schöne rote Färbung des normalen Hodens zeigten. Hoden von normaler Färbung und Größe, also wohl aus beiden zusammengewachsen (in einem Falle zeigte eine deutliche Kerbung noch die Doppelnatur), fand ich nur in vier Fällen. Nur in einem dieser Fälle war zugleich Verwachsung mit einem der Vasa deferentia eingetreten. Aus welchem Grunde die Ovarien besser einheilen als der Hoden, ist schwer zu sagen. Vielleicht kann der jugendliche Hoden der Raupe, der — im Gegensatz zu den Verhältnissen beim Falter — um vieles größer ist als das gleich alte Raupenovar, doch nicht die geringere Sauerstoffversorgung (s. o.) so gut ertragen und wird daher weniger normal weiter entwickelt¹⁾. — Jedenfalls konnte durch diese ungünstigen Verhältnisse beim Männchen die ursprünglich beabsichtigte Befruchtung der im fremden Körper entwickelten Eier durch gleichfalls im fremden Körper entwickelte Spermien nicht vorgenommen werden (über eine eventuelle Ausnahme s. Fall Nr 10), es mußten, wie schon gesagt, nicht operierte Männchen zur Befruchtung benutzt werden; es hat also in meinen bisherigen Versuchen nur die weibliche Hälfte der die Nachkommen liefernden Erbmasse unter dem Einfluß eines rassefremden Somas gestanden.

¹⁾ Es ist übrigens bemerkenswert, daß auch bei Wirbeltieren der gleiche Unterschied in der Einheilung von Ovar und Hoden besteht (vergl. Castle u. Phillips, woselbst auch die genauere Literatur angegeben ist).

c) Verhalten der Nachkommen.

Nachkommen lieferten im Jahre 1919 im ganzen 13 der operierten Tiere (sieben schwarze und sechs gelbe). Wie im vorhergehenden mitgeteilt, stammen aber nur neun dieser Nachkommenschaften aus normalen Ablagen und sind daher reicher an Individuenzahl. Die vier übrigen, von Weibchen stammend, bei denen die oben beschriebenen Abnormitäten des Genitalapparates sich fanden, bestehen aus weniger Tieren. Die beiden im vorhergehenden Abschnitt erwähnten Weibchen, bei denen keinem normalen Männchen die Kopulation gelang, lieferten, wie zu erwarten war, auf dem Wege mehrfacher rudimentärer Ablagen Eier, die nicht befruchtet waren und demgemäß eintrockneten, ohne sich zu entwickeln. Auch in den übrigen 13 Gelegen fanden sich meist einige derartige Eier.

Das Wissenswerte über die Vorgeschichte der einzelnen Eltern und das Verhalten der Nachkommenschaft ist im folgenden aus den Versuchsprotokollen von Fall zu Fall zusammengestellt. Bei den Schwarztieren habe ich dabei jedesmal mitgeteilt, ob in der Aszendenz der transplantierten Ovarien der Schwarzfaktor schon einmal vorgekommen war. Ich kann das natürlich mit Sicherheit nur zurückverfolgen bis zum Jahre 1912, wo ich die Ausgangstiere in Kultur nahm. Da aber, wie oben geschildert, die Schwarztiere trotz Dominanz des Schwarz im Freien nur in einer sehr geringen Zahl unter tausenden anderer angetroffen wurden, ist nicht gerade anzunehmen, daß auch in der weiter zurückliegenden Aszendenz Schwarz schon einmal vorhanden gewesen wäre. — Bei den Gelbtieren habe ich die Angabe des Verhaltens der Aszendenz unterlassen, da ich nach der oben geschilderten mutmaßlichen Entstehung der Ausgangspopulation bei keinem Tier mit Sicherheit ausschließen kann, daß Gelb nicht bei den Vorfahren schon einmal vorgekommen sei.

1. Von Weibchen Nr. IV der Transplantationsgruppe 2 (schwarz).

Pflegemutter: Fraglich ob homo- oder heterozygot schwarz.

Transpl.-Ovar: Aus nicht schwarzer, normaler Rasse. In der Aszendenz desselben kam schwarz nie vor.

Männchen: Nicht schwarz, gelb. In der Aszendenz desselben kam schwarz nie vor.

Transplantation: Zwischen zweiter und dritter Häutung am 14. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüpft am 17. VII. 18.

Paarung und Eiablagen: Am 17. VII. kopuliert mit einem nicht operierten Männchen der Gelbrasse.

Am 18. VII. große normale Eiablage.

Sektion des Weibchens: Am 20. VII. — Noch 8 Eier im Leib.

Nachkommen: 30 Eier, davon 4 entwickelt, aber abgestorben, 26 Raupen. 8 tot vor erster Häutung. — 2 tot vor zweiter Häutung (beim Photogr.). — 1 tot vor dritter Häutung (beim Photogr.). — 1 tot vor vierter Häutung.

Rassencharakter: Erstklassige Gelbtiere. Keine Spur von Schwarz (Fig. 8 und 13). — 7 ♂, 7 ♀ Falter.

Verlust von Sternhaarwarzen bei keinem Tiere festgestellt.

2. Von Weibchen Nr. VI der Transplantationsgruppe 8 (schwarz).

Pflegemutter: Fraglich ob homo- oder heterozygot schwarz.

Transpl.-Ovar: Aus nicht schwarzer, normaler Rasse. In der Aszendenz desselben kam schwarz nie vor.

Männchen: Nicht schwarz, gelb. In der Aszendenz desselben kam schwarz nie vor.

Transplantation: Zwischen dritter und vierter Häutung am 27. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüpft am 1. VIII. 18.

Paarung und Eiablage: Am 1. VIII. kopuliert mit einem nicht operierten Männchen der Gelbrasse.

Am 2. VIII. große normale Eiablage.

Sektion des Weibchens fehlt.

Nachkommen: 85 Eier, davon 3 unentwickelt, 6 entwickelt, aber abgestorben, 76 Raupen.

7 tot vor erster Häutung. — 6 tot vor zweiter Häutung. — 4 tot vor dritter Häutung. — 4 tot vor fünfter Häutung. — 2 tot beim Photogr. — 12 tot vor Verpuppung. — 9 tot als Puppe. — 12 ♂, 14 ♀ Falter.

Rassencharakter: Gelbtiere ohne Spur der schwarzen Binde (Fig. 4 und 5).

Verlust von Sternhaarwarzen bei 4 Tieren.

3. Von Weibchen Nr. II aus Transplantationsgruppe 1
(schwarz).

Pflegemutter: Fraglich ob homo- oder heterozygot schwarz.

Transpl.-Ovar: Aus nicht schwarzer, normaler Rasse. In der Aszendenz desselben kam schwarz mehrfach vor, zuletzt bei den Groß- und Urgroßeltern.

Männchen: Nicht schwarz, normal. In der Aszendenz desselben kam schwarz nie vor.

Transplantation: Zwischen zweiter und dritter Häutung am 13. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüpft am 14. VII. 18.

Paarung und Eiablagen: Am 15. VII. kopuliert mit operiertem Männchen der Transplantationsgruppe 2 (schwarz), sowie mit einem zweiten operierten Männchen derselben Gruppe.

Am 16. VII. morgens eine rudimentäre Eiablage (7 Eier).

Am 17. VII. kopuliert mit einem dritten operierten Männchen der Gruppe 2. Nicht weiter abgelegt. Nun Kopulation mit einem nicht operierten Männchen der Normalrasse.

Am 18. VII. morgens große normale Eiablage.

Sektion des Weibchens: Am 19. VII. nur noch 4 Eier hoch oben in der Leibeshöhle.

Sektion der operierten Männchen:

1. Tier. Ein Hoden dem vas deferens angelagert, doch nicht verwachsen.
2. Tier. Keine Spur vom Hoden.
3. Tier. Ein Hoden frei in der Leibeshöhle.

Bemerkungen: Wie bei meinen Versuchen 1913 wurde hier durch Kopulation mit Männchen, die unzweifelhaft kein Sperma übertragen konnten, eine rudimentäre Ablage hervorgerufen; der väterliche Anteil der Erbmasse der Nachkommen stammt dagegen von dem nicht operierten Männchen.

Nachkommen: 82 Eier. 30 Eier wurden bereits im Dezember 1918 getrieben und lieferten 22 Raupen, 16 Falter (11 ♂, 5 ♀). Vergl. Weibchen 2 meiner damaligen Veröffentlichung (Klatt 1919). Von den übrigen Eiern 20 entwickelt, aber abgestorben, 42 Raupen. 4 tot vor erster Häutung. — 2 tot vor dritter Häutung (beim Photogr.). — 2 tot vor fünfter Häutung. — 8 tot vor der Verpuppung. 2 tot als Puppe. — 3 ♂, 11 ♀ Falter.

Rassencharakter: Normaltiere ohne Spur von Schwarz (Fig. 11).

Verlust von Sternhaarwarzen bei 1 Tier festgestellt. (Bei den 17 im Winter getriebenen Raupen nach der dritten Häutung bei 2 Tieren).

4. Von Weibchen Nr. VI der Transplantationsgruppe 1 (schwarz).

Pflegemutter: Fraglich ob homo- oder heterozygot schwarz.

Transpl.-Ovar: Aus nicht schwarzer, normaler Rasse. In der Aszendenz desselben kam schwarz mehrfach vor, zuletzt bei Groß- und Urgroßeltern.

Männchen: Nicht schwarz, gelb. In der Aszendenz kam schwarz nie vor.

Transplantation: Zwischen zweiter und dritter Häutung am 13. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüpft am 22. VII. 18.

Paarung und Eiablagen: Am 22. VII. kopuliert mit einem operierten Männchen der Transplantationsgruppe 8 (schwarz).

Am 23. VII. morgens rudimentäre Eiablage. — Darauf nacheinander zwei nicht operierte Männchen der Gelbrasse dazu, denen jedoch Kopulation nicht gelingt. Erst ein drittes, nicht operiertes Männchen der Gelbrasse hat Erfolg.

Am 24. VII. morgens große Eiablage.

Sektion des Weibchens: Am 30. VII. kein Ei mehr im Leib.

Sektion des operierten Männchens: Die beiden kleinen, nicht normal gefärbten Hodenreste frei in der Leibeshöhle.

Bemerkungen: Gilt das gleiche wie für vorhergehende Nr. 3. Auffallend ist, daß auch hier zwei normalen Männchen die Kopulation nicht gelang (s. o. S. 26).

Nachkommen: 50 Eier, davon 1 unentwickelt, 4 entwickelt, aber abgestorben, 45 Raupen.

7 tot vor erster Häutung. — 2 tot vor dritter Häutung. — 5 tot vor Verpuppung. — 4 tot als Puppe. — 16 ♂, 11 ♀ Falter.

Rassencharakter: Mittelmäßige Gelbtiere, von Schwarz keine Spur.

Verlust von Sternhaarwarzen bei 3 Tieren.

5. Von Weibchen Nr. VIII der Transplantationsgruppe 6 (schwarz).

Pflegemutter: Heterozygot schwarz.

Transpl.-Ovar: Aus einer nicht schwarzen Schwester. Es handelte sich um eine Geschwistertransplantation innerhalb Nachkommenschaft aus Kreuzung eines nicht schwarzen mit einem heterozygot schwarzen Tier. In der Aszendenz war also eines der Eltern noch schwarz.

Männchen: Nicht schwarz, gelb. In der Aszendenz kam schwarz nie vor.

Transplantation: Zwischen dritter und vierter Häutung am 24. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüpft am 21. VII. 18.

Paarung und Eiablage: Am 21. VII. mit einem nicht operierten Männchen der Gelbrasse zusammengetan. Fraglich, ob kopuliert.

Am 22. VII. keine Eiablage. Operiertes Männchen der Transplantationsgruppe 8 (schwarz) dazu; kopuliert.

Am 23. VII. große Eiablage.

Sektion des Weibchens: Am 30. VII. noch 5 Eier im Leib.

Sektion des operierten Männchen: Ein anormaler, rötlicher Hodenrest, unverwachsen.

Bemerkungen: Merkwürdig ist, daß hier die Eiablage erst nach der — wie Sektion zeigt — sicher ergebnislosen Kopulation durch das operierte Männchen erfolgt. Ich habe die Abnormalität, daß — ausnahmsweise — von Sperma enthaltenden Weibchen ein Tag übersprungen wird hinsichtlich der Eiablage, schon 1913 mitgeteilt. Vater dürfte sicher das Gelbmännchen vom 21. V. sein, obwohl Kopulation nicht beobachtet wurde.

Nachkommen: 78 Eier, davon 2 unentwickelt, 10 entwickelt, aber abgestorben, 66 Raupen.

6 tot vor zweiter Häutung. — 2 tot vor dritter Häutung (beim Photogr.). — 5 tot vor fünfter Häutung. — 22 tot vor Verpuppung, davon 5 beim Photogr. — 5 tot als Puppe. — 14 ♂, 12 ♀ Falter.

Rassencharakter: Gelbtiere mit verschiedener Entwicklung des Gelb bis zu normal, doch von Schwarz keine Spur (Fig. 1, 3, 9, 16).

Verluste von Sternhaarwarzen bei 4 Tieren beobachtet.

6. Von Weibchen Nr. IV. aus Transplantationsgruppe 5 (schwarz).

Pflegemutter: Fraglich ob homo- oder heterozygot schwarz.

Transpl.-Ovar: Aus einer nicht schwarzen Schwester. Es handelt sich um eine Geschwistertransplantation innerhalb einer aufspaltenden F₂-Generation. In der Aszendenz waren also beide Eltern noch heterozygot schwarz.

Männchen: Nicht schwarz, gelb. In der Aszendenz kam schwarz nie vor.

Transplantation: Zwischen dritter und vierter Häutung am 22. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüpft am 20. VII. 18.

Paarung und Eiablage: Am 20. VII. kopuliert mit einem operierten Männchen der Transplantationsgruppe 4 (schwarz).

Am 21. VII. morgens rudimentäre Ablage von einigen Eiern. Kopuliert mit einem nicht operierten Gelbmännchen.

Am 22. VII. große normale Eiablage.

Sektion des Weibchens: Am 26. VII. noch ca. 16 Eier im Leib.

Sektion des operierten Männchens: Ein leidlich normaler Hoden, frei in der Leibeshöhle.

Bemerkungen: wie zu Nr. 3.

Nachkommen: 75 Eier. 30 Eier bereits im Dezember 1918 getrieben, lieferten 19 Raupen, 12 Falter (9 ♂, 3 ♀), (vergl. Nr. 3 der damaligen Veröffentlichung, Klatt 1919).

Von den übrigen Eiern: 5 unentwickelt, 6 entwickelt, aber abgestorben, 34 Raupen.

3 tot vor erster Häutung. — 1 tot vor zweiter Häutung, — 6 tot vor vierter Häutung. — 4 tot vor Verpuppung. — 1 tot als Puppe. — 9 ♂, 10 ♀ Falter.

Rassencharakter: Gelbtiere ohne Spur von Schwarz.

Verlust von Sternhaarwarzen bei 1 Tier. (Bei den 12 im Winter getriebenen nach dritter Häutung bei 2 Tieren).

7. Von Weibchen Nr. VIII aus Transplantationsgruppe 5 (schwarz).

Pflegemutter: Fraglich ob homo- oder heterozygot schwarz.

Transpl.-Ovar: Aus einer nicht schwarzen Schwester. Es handelte sich um eine Geschwistertransplantation innerhalb einer aufspaltenden F_2 -Generation. In der Aszendenz waren also beide Eltern noch heterozygot schwarz.

Männchen: Nicht schwarz, gelb. In der Aszendenz kam schwarz nie vor.

Transplantation: Zwischen dritter und vierter Häutung am 22. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüpft am 8. VIII. 18.

Paarung und Eiablage: Am 8. VIII. mit nicht operierten Männchen der Gelbrasse kopuliert.

Am 9. VIII. große Eiablage.

Sektion des Weibchens: Am 15. VIII. noch ca. 10 Eier im Leib.

Nachkommen: 23 Eier, davon 9 unentwickelt, 6 entwickelt, aber abgestorben, 14 Raupen.

7 tot vor erster Häutung. — 1 tot vor zweiter Häutung. — 2 tot vor Verpuppung beim Photogr. — 2 ♂, 2 ♀ Falter.

Rassencharakter: Gelb ohne Spur von schwarz.

Verlust von Sternhaarwarzen bei keinem Tier gefuuden.

8. Von Weibchen Nr. II aus Transplantationsgruppe 2 (gelb).
Pflegethier: Gelb.

Transpl.-Ovar: Von einem Tier der Normalrasse.

Männchen: Normalrasse.

Transplantation: Zwischen zweiter und dritter Häutung am 13. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüpft am 22. VII. 18.

Paarung und Eiablage: Am 22. VII. operiertes Tier der Transplantationsgruppe 5 (gelb) dazugesetzt; fraglich, ob kopuliert.

Am 25. VII. kopuliert mit operiertem Männchen der Transplantationsgruppe 3 (gelb).

Am 26. VII. rudimentäre Eiablage von wenigen Eiern. Nun nicht operiertes Männchen der Normalrasse herein. Kopula?

Am 27. VII. ein anderes, nicht operiertes Männchen der Normalrasse dazu.

Bis 2. VIII. noch einige wenige Eier abgelegt, dann Weibchen tot.

Sektion des Weibchens: Die Hauptmasse der Eier nicht mit dem Ausführungsgang verwachsen. Anscheinend war nur eine Eiröhre verwachsen.

Sektion der operierten Männchens: Männchen der Gruppe 5: Hoden fehlen. Männchen der Gruppe 3: Ein Hoden frei in der Leibeshöhle.

Bemerkungen: Wie aus dem Folgenden hervorgeht, hat sich ein Teil der Eier nicht entwickelt, offenbar die unter dem Einfluß der operierten Männchen abgelegten.

Nachkommen: 13 Eier. 7 unentwickelt, 3 entwickelt, aber abgestorben, 3 Raupen. — 1 ♂, 2 ♀ Falter.

Rassencharakter: Normaltiere, nur 1 auf Segment III etwas mehr gelb, etwa so wie Fig. 10 und 14.

Verlust von Sternhaarwarzen bei 1 Tier.

9. Von Weibchen Nr. V aus Transplantationsgruppe 4 (gelb).

Pflegethier: Gelb.

Transpl.-Ovar: Von einem Tier der Normalrasse.

Männchen: Normalrasse.

Transplantation: Zwischen dritter und vierter Häutung am 23. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüpft am 20. VII. 18.

Paarung und Eiablage: Am 21. VII. kopuliert mit nicht operiertem Männchen der Normalrasse.

Am 22. VII. Eiablage. Nacheinander noch zwei andere, nicht operierte Männchen der Normalrasse dazu. In den nächsten Tagen werden noch einige Eier abgelegt.

Am 30. VII. Weibchen tot.

Sektion des Weibchens: Leib voller Eier, doch keine Verwachsung mit Ovidukt. Es waren anscheinend nur ein oder zwei Eiröhren verwachsen.

Nachkommen: 25 Eier, davon 6 unentwickelt, 2 entwickelt, aber abgestorben, 17 Raupen.

3 tot vor dritter Häutung (davon 2 beim Photogr.). — 2 tot als Puppe. — 6 ♂, 6 ♀ Falter.

Rassencharakter: Normal, nur bei 2 auf Segment III etwas mehr gelb (Fig. 10).

Verlust von Sternhaarwarzen bei 2 Tieren.

10. Von Weibchen Nr. II aus Transplantationsgruppe 5 (gelb).

Pflegemutter: Gelb.

Transpl.-Ovar: Von einem Tier der Normalrasse.

Männchen: Normalrasse oder vielleicht normal transplantiert in Gelb.

Transplantation: Zwischen dritter und vierter Häutung am 23. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüpft am 20. VII. 18.

Paarung und Eiablage: Am 21. VII. nicht operiertes Männchen der Normalrasse dazu. Kopulation nicht beobachtet.

Am 22. VII. keine Eiablage. Nun operiertes Männchen der Transplantationsgruppe 4 (gelb) dazu. Kopula nicht beobachtet.

Am 23. VII. große Eiablage.

Sektion des Weibchens fehlt.

Sektion des operierten Männchens: Je ein kleiner roter Hoden mit je einem Vas deferens verwachsen.

Bemerkungen: Es ist fraglich, ob nicht in diesem Falle die Kombination glückte, ein operiertes Männchen mit Verwachsung mit einem ebensolchen Weibchen zu paaren! Leider war vorher zu dem Weibchen ein nicht operiertes Männchen zugesetzt gewesen, und wenn auch Kopulation da nicht beobachtet wurde, so kann sie doch nachts stattgefunden haben; und daß die Eiablage erst nach Überschlagen eines Tages eintrat, habe ich auch sonst in einigen Fällen beobachtet (s. Nr. 5 u. Klatt 1913). Daß andererseits das operierte Männchen Sperma ejakulieren konnte, wurde durch Sektion eines später von ihm begatteten Weibchens festgestellt. Für die Anschauung, daß es auch bei vorliegender Nachkommenschaft als Vater gedient hat, könnte der überaus hohe

Prozentsatz unentwickelter Eier und die große Sterblichkeit der Raupen in diesem Gelege sprechen. (Von 107 Eiern im ganzen nur 30 Raupen und 9 Falter). Bei den sicher von nicht operierten Männchen begatteten operierten Weibchen kommt eine so hohe Mortalität nicht vor.

Nachkommen: 107 Eier. Von diesem Gelege wurden 30 Eier im Dezember 1918 getrieben und lieferten 8 Raupen und 2 ♂ Falter (vergl. Weibchen Nr. 1 der damaligen Veröffentlichung, Klatt 1919). Von den übrigen Eiern 23 unentwickelt, 32 entwickelt, aber abgestorben, 22 Raupen.

4 tot vor erster Häutung. — 4 tot vor zweiter Häutung. — 1 tot vor vierter Häutung. — 6 tot vor Verpuppung. — 4 ♂; 3 ♀ Falter.

Rassencharakter: Normal, aber bei 8 Tieren auf Segment III etwas gelb (etwa so wie Fig. 10 und 14).

Verlust von Sternhaarwarzen bei 1 Tier (die 2 im Winter getriebenen Tiere, welche allein von allen die dritte Häutung erreichten, hatten beide Warzenverluste).

11. Von Weibchen Nr. VII aus Transplantationsgruppe 6 (gelb).
Pflegetmutter: Gelb.

Transpl.-Ovar: Von einem Tier der Normalrasse.

Männchen: Normalrasse.

Transplantation: Zwischen dritter und vierter Häutung am 28. V. 18.

Weiblicher Falter: Geschlüft am 28. VII. 18.

Paarung und Eiablage: Am 29. VII. kopuliert mit einem nicht operierten Männchen der Normalrasse.

Am 30. VII. 1 Ei abgelegt. Kopuliert mit einem anderen nicht operierten Männchen der Normalrasse.

Bis 3. VIII. noch 2 Eier abgelegt.

Sektion des Weibchens: Verwachsen; aber Ovidukt sehr lang, das erste

Ei der noch ziemlich zahlreichen vorhandenen Eier liegt sehr hoch oben.

Nachkommen: 3 Eier, 3 Raupen. — 1 ♂, 2 ♀ Falter.

Rassencharakter: Einwandfrei normal.

Verlust von Sternhaarwarzen bei 1 Tier.

12. Von Weibchen Nr. VIII aus Transplantationsgruppe 6 (gelb).

Pflegetmutter: Gelb.

Transpl.-Ovar: Von einem Tier der Normalrasse.

Männchen: Normalrasse.

Transplantation: Zwischen dritter und vierter Häutung am 28. V. 18.
 Weiblicher Falter: Geschlüpft am 29. VII. 18.
 Paarung und Eiablage: Am 29. VII. mit nicht operiertem Normalmännchen.
 Am 30. VIII. 1 Ei. In den folgenden Tagen noch einige wenige Eier
 abgelegt in einer sonst normal aussehenden Eiablage.
 Sektion des Weibchens: Nur eine Eiröhre war mit dem Ausführungsgang
 verwachsen.
 Nachkommen: 13 Eier, davon 1 unentwickelt, 3 entwickelt, aber ab-
 gestorben, 9 Raupen.
 7 tot vor zweiter Häutung (davon 6 beim Photogr.). — 1 tot vor
 dritter Häutung. — 1 ♂ Falter.
 Rassencharakter: Normal, bei 3 Tieren etwas gelb auf III (Fig. 14).
 Verlust von Sternhaarwarzen nicht beobachtet.

13. Von Weibchen Nr. X aus Transplantationsgruppe 6 (gelb).

Pflegemutter: Gelb.
 Transpl.-Ovar: Von einem Normaltier.
 Männchen: Normalrasse.
 Transplantation: Zwischen dritter und vierter Häutung am 28. V. 18.
 Weiblicher Falter: Geschlüpft am 31. VII. 18.
 Paarung und Eiablage: Am 31. VII. mit nicht operiertem Männchen
 der Normalrasse kopuliert.
 Am 1. VIII. große normale Eiablage,
 Sektion des Weibchens fehlt.
 Nachkommen: 40 Eier, davon 8 entwickelt, aber abgestorben, 32 Raupen.
 2 tot vor erster Häutung. — 1 tot vor zweiter Häutung. — 1 tot
 vor dritter Häutung. — 1 tot vor vierter Häutung. — 11 tot vor
 Verpuppung. — 7 ♂, 9 ♀ Falter.
 Rassencharakter: Einwandfrei normal.
 Verlust von Sternhaarwarzen bei 5 Tieren.

Von diesen — mit Einschluß der im Winter vorzeitig getriebenen
 — weit über 400 Raupen aus im fremden Körper herangereiften Eiern
 habe ich bei keiner einzigen eine Abänderung im Sinne der
 Eigenart der Pflegemutter sicher feststellen können. Bei den
 aus Weibchen der Schwarzrasse stammenden Nachkommen ist diese Fest-
 stellung mit aller nur wünschenswerten Sicherheit möglich (vergl. Fig. 1,
 3, 4, 5, 8, 9, 11, 13, 16 mit 2, 6, 7, 12). Dagegen könnte man bei
 einigen der aus Gelbweibchen gezogenen Nachkommen bei genauerer

Untersuchung im Zweifel sein, ob nicht doch vielleicht eine ganz minimale Vergrößerung des Gelb auf Segment III über die für die Normalrasse charakteristische Ausdehnung hinaus stattgefunden hat (Fig. 10 und 14). Wie bereits geschildert, ist es aber sehr schwer, die untersten Stadien der Gelbentwicklung von Normal nach objektiven Kriterien zu scheiden. Bei der Betrachtung mit bloßem Auge, die ja, wie oben gesagt, maßgebend war für die Abgrenzung beider Rassen, fällt keiner der Nachkommen besonders auf. Entscheidend aber ist, daß ähnliche Grade der Gelbentwicklung auf III, auch bei einigen Tieren der Normal-Kontrollzuchten zur Beobachtung gelangten (Fig. 15). Hinsichtlich des Gelb auf IV ist überhaupt kein Zweifel möglich. — Die Nachkommen aus operierten Weibchen zeigen also in jedem Falle genau das Bild, wie es die Beschaffenheit der Keimzellen, denen sie entstammen, erwarten ließ; ein Einfluß des mütterlichen Somas liegt nicht vor. Auch in dem einen Fall (♀ Nr. 10), wo vielleicht auch der väterliche Erbanteil entsprechend vorbehandelt war, ist keinerlei Beeinflussung festzustellen. — Dagegen ist mir eine Beobachtung aufgefallen, die sich auf eine Veränderung der Nachkommen aus operierten Schwarztieren bezieht. Diese Raupen scheinen, soweit nicht krank, schnellwüchsiger zu sein und größere Dimensionen zu erreichen als gewöhnliche Tiere. Da der Schwarzrasse an und für sich eine etwas größere Wüchsigkeit zuzukommen scheint (s. S. 18) könnte hier vielleicht eine Beeinflussung der Eier durch das schwarze Soma vorliegen. Ähnliche, nicht spezifische, sondern allgemeine Beeinflussungen des Pfropfreises durch die Unterlage sind ja den Botanikern übrigens schon bekannt.

Schließlich möchte ich noch kurz auf Beobachtungen an den Nachkommen hinweisen, die mich für einen Augenblick stutzig machten, ob nicht durch dieselben im Gegensatz zu dem Hauptergebnis der Versuche doch eine Vererbung erworbener Eigenschaften nachgewiesen würde und zwar in der a priori am wenigsten wahrscheinlichen Form, als **Vererbung von Verstümmelungen**? In fast allen Nachkommenschaften von operierten Weibchen fand sich nämlich ein gewisser Prozentsatz von Raupen (im Durchschnitt, festgestellt nach der dritten Häutung, 7—8%), welche Verluste einer oder mehrerer Mittel- oder Seitenwarzen in einem oder mehreren Segmenten aufwiesen (Fig. 4). Rechnet man auch die Tiere noch dazu, bei denen nicht völliges Verschwinden, sondern nur Verkümmern der Warzen festgestellt wurde (Fig. 5), so ist der Prozentsatz noch größer. Die betreffenden Segmente zeigen

genau dasselbe Bild wie das Genitalsegment eines operierten Tieres nach der nächsten Häutung: durch den Scherenschnitt werden fast stets mehr oder minder große Zerstörungen der Mittelwarzen herbeigeführt, und an der betreffenden Stelle sieht man nach der nächsten Häutung eine schwärzliche Narbe, genau ein gleiches Bild, wie es die Fig. 4 z. B. zeigt. Nun liegen allerdings die Defekte bei den Nachkommen keineswegs immer im Genitalsegment, sondern ich habe sie mit Ausnahme des ersten und des letzten Segments gelegentlich in allen beobachtet; aber bei der Gleichartigkeit der Segmentbildung würde das der theoretischen Deutung der Defekte als Nachwirkungen der den Pflegeeltern zugefügten Verstümmelungen kaum größere Schwierigkeiten bereiten, da man ja wohl kaum für jedes Segment besondere Determinanten im Keimplasma wird annehmen wollen, sondern für die Ausbildung der Warzen ganz allgemein vielleicht ein Faktor anzunehmen wäre, bei dessen Veränderung also in jedem Segment entsprechende Defekte auftreten könnten.

Ich untersuchte sofort einige (drei oder vier) an Nachkommen gleich zahlreiche normale Kontrollzuchten und konnte bei keinem Tier derartige Defekte finden. Also machte ich mich an Kontrollexperimente, entfernte in einigen weiteren Zuchten systematisch bestimmte Warzen verschiedener Segmente, teils mit, teils ohne Äthernarkose, um im nächsten Jahre die Nachkommenschaft dieser Tiere auf Warzendefekte zu untersuchen. Ich hatte bereits vier Kontrollzuchten so behandelt, da fand ich bei der fünften dieselben Defekte, wie bei meinen Raupen aus operierten Tieren, und dann noch bei drei anderen Zuchten, die ich weiterhin darauf durchsah. Allerdings waren bei diesen normalen Kontrolltieren die Defekte seltener und meist nicht so stark anzutreffen, aber sie waren doch da, ohne daß bei den Eltern eine Verstümmelung vorgenommen war! Das Beispiel zeigt recht deutlich, wie vorsichtig man bei derartigen Schlüssen sein muß¹⁾. — Ich möchte annehmen, daß allgemeine Schädigungen, welche die Keimzellen treffen, in ihnen, aus Gründen, die wir noch nicht näher kennen, gerade auf

¹⁾ Ebenso hatte ich in diesem Jahre in zwei Kontrollzuchten vier Tiere, die eine Färbung als Falter aufwiesen, wie ich sie die ganzen Jahre hindurch noch nie beobachtet habe. Wären dieselben in den Nachkommenschaften der operierten Tiere aufgetreten, so wäre nichts naheliegender gewesen, als die Färbung mit der Operation in oben (S. 24) dargelegter Weise in Zusammenhang zu bringen, und doch wäre das, wie man sieht, ein falscher Schluß gewesen. Zufälligkeiten sind doch mehr in Rechnung zu stellen, als man im allgemeinen tut.

die Determinanten für die Warzenbildung in erster Linie einzuwirken vermögen, so daß gerade an diesen Teilen des Raupenkörpers besonders häufig Defekte auftreten. — Es läge also der Fall vor, den Haecker (1914) in seiner Analyse der unter dem Titel „Vererbung erworbener Eigenschaften“ zusammengefaßten Tatsachen bezeichnet als „fakultative oder accidentelle Kongruenz der Symptome“. — Die allgemeine Schädigung, welche im Keimplasma der transplantierten Gonade diese Abänderung hervorruft, könnte man wohl erblicken in den Stoffwechselschwierigkeiten, mit denen sicherlich die Keimdrüse während des Einheilungsvorganges zu kämpfen hat (s. o. S. 24), während das Auftreten der Warzendefekte bei einem Teil meiner normalen Kontrollzuchten gleichfalls in elterlichen Stoffwechselveränderungen, wenn auch anderer Art, seine Ursachen haben kann: Wie oben (S. 23) bemerkt, hatten meine vorjährigen Zuchten sehr stark unter Bakterienkrankheiten zu leiden. — Die Operation ruft also nur zufällig dasselbe Bild hervor, das nicht selten durch allgemeine Schädigung der Keimzellen gleichfalls veranlaßt wird; für eine Vererbung von Verstümmelungen ist kein Beweis geliefert.

Theoretische Erörterung der Ergebnisse.

Mit dem Resultat meiner Untersuchungen, die keine Abänderung der Erbanlagen durch das fremde Soma ergaben, stehen die Ergebnisse der insgesamt fünf anderen Forscher, die bisher über erfolgreiche analoge Transplantationsversuche berichtet haben, nicht alle im Einklang. Mit ihnen will ich mich zunächst auseinandersetzen. — Was die Ergebnisse von Harms angeht, so ist hier infolge gewisser Eigenarten des Objektes eine unzweideutige Entscheidung des in Frage stehenden Problems nicht zu erwarten. Die beiden Regenwurmarten, zwischen denen er die Transplantation vornahm, lassen sich nämlich nicht miteinander paaren, so daß er die transplantierten Eier nicht befruchten lassen konnte durch Sperma von der Art, welcher das transplantierte Ovar entstammte, sondern nur durch solches von der Art, welcher die Pflegemutter angehörte. So werden also die Merkmale der Art, deren somatischen Einfluß man prüfen will; durch die männliche Keimzelle in die Eizellen hineingebracht und erscheinen bei den Nachkommen, die somit Bastarde zwischen beiden Arten darstellen. Inwieweit diese Anwesenheit von Merkmalen der Pflegemutter bei den Nachkommen durch die männliche Keimzelle, inwieweit sie durch einen etwaigen somatischen

Einfluß der Pflegemutter bestimmt wird, entzieht sich der Beurteilung. Die Folgerung, die Harms zieht, daß „mit größter Wahrscheinlichkeit“ keine Beeinflussung durch das Soma statthat, kann also aus diesem Regenwurmexperiment nicht mit Sicherheit gezogen werden.

Die übrigen, hierher gehörigen Versuche sind an Wirbeltieren angestellt. Drei dieser Versuchsgruppen werden von den Verfassern ganz oder teilweise gedeutet als für das Vorhandensein eines somatischen Einflusses sprechend. Es sind dies die Versuche von Magnus am Kaninchen (1 Weibchen), Guthrie am Huhn (4 Weibchen), und Kammerer am Feuersalamander (14 Weibchen). Da es sich hier nicht wie bei Harms um verschiedene, normalerweise überhaupt nicht kreuzbare Arten handelt, zwischen denen der Austausch vorgenommen wurde, sondern um Rassen von sehr naher Verwandtschaft, so müßte die Vorbedingung für den Transplantationsversuch sein eine möglichst weitgehende, den Ansprüchen der modernen Vererbungswissenschaft genügende Untersuchung der erblichen Zusammensetzung des benutzten Materials. Das trifft aber nur in sehr bedingtem Maße zu. Sowohl Magnus wie Guthrie haben die erbliche Zusammensetzung der schwarzen und weißen Individuen, zwischen welchen sie den Gonadenaustausch vornahmen, nicht genauer untersucht. Ich kann mir eine längere Erörterung ihrer Versuche ersparen, da Castle und Phillips bereits ausführlich gezeigt haben, daß die Ergebnisse ihrer beiden Vorgänger völlig verständlich sind, wenn man annimmt, daß bestimmte Individuen der Versuche Heterozygoten waren, und daß ferner die Nachkommen nicht von der transplantierten Gonade stammen, sondern von eigenem, nicht völlig entferntem und regeneriertem Keimgewebe. Daß letzteres beim Huhn außerordentlich wahrscheinlich ist, zeigen die übereinstimmenden Angaben von Foges, Schulz, Davenport und mir, daß eine völlige Kastration hier unmöglich ist. Bezüglich der Nagetiere haben Castles eigene, umfangreiche Versuche gezeigt, daß Regeneration des eigenen Keimgewebes gar nicht selten beobachtet wird. Von irgend welchen neuerlichen Bestätigungen ihrer Befunde durch weitere Experimente hat man denn auch weder seitens Guthrie noch seitens Magnus etwas gehört, obwohl beide weitere umfangreiche Untersuchungen in Aussicht gestellt hatten.

Auch für die Kammererschen Versuchsergebnisse könnte man auf die Möglichkeit einer Erklärung durch Regenerationsvorgänge verbliebener Reste des eigenen Keimgewebes der Weibchen hinweisen. Kammerer hat diesen Einwand von vornherein dadurch zu entkräften

versucht, daß er „jedesmal, wenn bei einem Weibchen mit transplantiertem Ovar ein Wurf zu registrieren war, einige einfach kastrierte Weibchen sezierte, und sie zeigten niemals die Spur einer Neubildung“. Freilich würde dadurch ja noch kein strikter Beweis geliefert, daß bei den Weibchen mit transplantiertem Ovar Regenerationsvorgänge nicht doch stattgefunden hätten. Aber immerhin würde die Zusammensetzung der Nachkommenschaften der 14 verschiedenen Weibchen unter Zugrundelegung der Kammererschen Kreuzungsergebnisse nur verständlich und auch dies nicht völlig, wenn regeneriertes eigenes und eingeheltes transplantiertes Gewebe in den einzelnen Fällen in verschiedenen Kombinationen in Aktion getreten wären. Also eine etwas gekünstelte Erklärungsweise. Viel problematischer erscheint mir die Unterscheidungsmöglichkeit der einzelnen Typen. Gestreifte und gefleckte Salamander wird man bequem auseinanderhalten können. Aber die Mittelformen, und gerade diese sind es, die im Falle des Weibchens 5 z. B. die Beeinflussung zu erkennen geben sollen, dürften doch recht schwer mit Sicherheit auseinanderzuhalten sein. Ich kann aus meinen eigenen Erfahrungen mit meiner Gelbrasse beim Schwammspinner beurteilen, wie außerordentlich schwer es einerseits ist, bei derartigen Eigenschaften, die ganz allmählich ineinander übergehen, sichere Trennungsschnitte zwischen einzelnen Formen zu ziehen, wieviel man demgemäß andererseits — ganz unbewußt — auch in die Objekte „hineinsehen“ kann. Kammerer hätte wenigstens die verschiedenen Stufen der Farbenanordnung („doppelfleckreihig“, „in ihrer Symmetrie gestörte Fleckreihen“, „verschobene Fleckreihen“, „unregelmäßig gefleckt“) durch Photographien deutlich machen sollen. Von allen aus operierten Weibchen erhaltenen Jungen ist übrigens nur ein einziges (Taf. XV, 27) abgebildet¹⁾. Als unvoreingenommener Betrachter würde ich z. B. schon das Ausgangsstadium seiner P-Tiere auf gelbem Boden, welches in den ersten Veröffentlichungen (z. B. Kammerer 1909) abgebildet ist (in der Hauptarbeit erscheint dasselbe etwas anders) als „doppelfleckreihig“, wenn auch „mit etwas verschobener Symmetrie“ bezeichnen²⁾. Dann

¹⁾ Bei der Gelegenheit sei bemerkt, daß auch Guthrie in seiner Arbeit keine Photographien der beeinflussten Nachkommen gibt, nur einmal später hat er zwei — übrigens sehr ungeeignete — Aufnahmen abgebildet (Guthrie 1912).

²⁾ Übrigens möchte ich bei der Gelegenheit auf einen merkwürdigen Widerspruch zwischen Text und Abbildungen in Kammerers ausführlicher Veröffentlichung hinweisen. Er sagt (S. 41), daß seine F_2 -Tiere noch „sehr jung“ seien, sie konnten zur Zeit der Veröffentlichung ja auch kaum älter sein als einige Monate; nichtsdestoweniger bildet

muß man als die sichere Beurteilung erschwerend noch die Modifizierbarkeit des Gelb in Rechnung setzen, die ja eine ganz ungeheure sein muß. („Diese Ergebnisse verstehen sich bei Anwendung neutraler, farbeninduktiv unwirksamer Böden.“ „Die Versuche gelingen schon dann nicht mehr, wenn die Terrarien im zweiten Fach, statt auf der obersten Tragfläche der Stellagen stehen.“) Bedenkt man nun weiter, daß nach Kammerers Angaben das Farbkleid des Feuersalamanders bestimmt wird von mindestens vier Faktorenpaaren (Zeichnungsstil, Zeichnungsmenge hinsichtlich beider Pigmentarten, Farbenintensität), deren Zusammenwirken doch erst das Bild hervorbringt, welches nun in einem kurzen Ausdruck zusammengefaßt und einregistriert wird, dann dürfte die leidige Methode, die Ergebnisse nur kurz in Bausch und Bogen zu veröffentlichen (die Erörterung der drei letztgenannten Faktorenpaare nimmt eine Seite ein!), nicht geeignet sein, Zweifel an der objektiven Richtigkeit der mitgeteilten Ergebnisse zu unterdrücken¹⁾.

Wenn schon die rein deskriptive Unterscheidbarkeit der einzelnen Formen aus allen den angegebenen Gründen eine außerordentlich schwere sein dürfte, so erscheint mir auch die Ergründung der Erbliehkeitsverhältnisse nicht den Ansprüchen zu genügen, die man beim heutigen Stande der Vererbungsforschung stellen kann. Kammerer fand Beeinflussung durch das Soma nur bei Nachkommen, denen Weibchen der künstlich von ihm gerade erst hergestellten Streifrasse des Salamanders als Pflegemütter gedient hätten. Nur in „statu nascendi“ können körperliche Eigenschaften das Keimplasma verändern. Sind sie konsolidiert, wie die Tierzüchter sich früher auszudrücken pflegten, so gelingt ihnen das nicht mehr. Daher vermag die in der Natur angetroffene also lange bestehende Streifrasse des Salamanders keine Änderung der eingepflanzten Keimplasmen hervorzubringen. Beide Streifrassen sind auch erblich nicht gleichwertig, insofern bei der Naturstreifrasse die

er aber auf Tafel XIV, Abb. 5, 6 und 7, drei F_2 -Tiere (laut Tafelerklärung!) ab, die so groß sind wie geschlechtsreife, als mindestens drei bis vierjährige Salamander!! Die „Abbildungen sind in natürlicher Größe aufgenommene Photographien“ (S. 192)! Wie erklärt sich der Widerspruch zwischen Text und Abbildung?

¹⁾ Während der Drucklegung erscheint eine umfangreiche Arbeit von Herbst (7. Abh. der Heidelberger Ak. d. Wiss., math. natw. Klasse 1919), in welcher der Verf., der die Kammererschen Versuche einer Nachprüfung und Erweiterung unterzieht, zu ganz entgegengesetzten Resultaten kommt als dieser. Man wird den weiteren Ergebnissen der Prüfung (die Erbliehkeitsverhältnisse werden in der bisherigen Veröffentlichung noch nicht erörtert) mit dem größten Interesse entgegenzusehen.

Streifung völlig rezessiv ist und in F_2 normales Aufmenden statthat, während bei der Kunststreifrasse die F_1 -Tiere intermediären Charakter tragen, indem sie doppelreihig gefleckt sind. In F_2 findet sich keine Spaltung, sondern eine große Variabilität gefleckter Tiere. Demnach möchte ich annehmen, daß hinsichtlich des Zeichnungsstils die Erblichkeitsverhältnisse doch nicht so einfach liegen, wie er annimmt, und daß bei beiden Streifrasen, die ja auch ganz verschiedenen Gegenden entstammen, verschieden viele Faktoren mitspielen mögen, indem vielleicht bei der Naturstreifrasse aus Mitteldeutschland wirklich nur einer, bei den Nachkömmlingen der Wiener Waldtiere dagegen mehrere gleichsinnige Faktoren die *var. taeniata* von der *var. typica* trennen. Doch kann man genaueres aus den kurzen, unzureichenden Angaben Kammerers nicht schließen. Auf alle Fälle dürften bei einem so komplizierten Objekt die Ergebnisse bloßer F_2 -Zuchten nicht ausreichen, um klare Anschauungen über die Erblichkeit zu gewinnen. Bei dieser ungeklärten Lage der Erblichkeitsverhältnisse scheint mir auch zugleich die Annahme, daß es sich bei den erst in seinen Zuchten auftretenden Streiftieren um ein Herausmenden dieser Varietät handelt, viel wahrscheinlicher, als die Annahme, es wäre hier eine wirklich neue Varietät künstlich geschaffen. — Aber freilich, hier liegt ja gerade der Kernpunkt der Kammererschen Arbeit: Er glaubt nicht an die scharfe Trennung von Modifikation und Mutation. Er will ja gerade zeigen, daß die Modifikationen die Quelle der erblichen Eigenschaften sind. Wenn man die Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften für ein noch offenes Problem hält, so muß man doch andererseits zugeben, daß außerordentlich viele Tatsachen, die unter allen Kautelen moderner Erblichkeitsforschung gewonnen sind, gegen eine solche sprechen, und wird daher alle diese durch den heutigen Stand der Vererbungsforschung gegebenen Vorsichtsmaßregeln besonders peinlich befolgen müssen, wenn man das Gegenteil beweisen will. Und das trifft für das Kammerersche Material meines Erachtens nicht zu. Kammerer hat ja selbst in seiner Arbeit die meisten Einwürfe, die gegen diese erhoben werden können, schon vorweg zu entkräften versucht, so auch diesen, daß er mit nicht reinem Material gearbeitet hat. Wenn es aber wegen der langen Zeit, die bis zur Geschlechtsreife verstreicht, für den einzelnen Menschen nicht möglich ist, „reine Linien“ beim Salamander zu züchten resp. die Erblichkeitsverhältnisse in der wünschenswerten Ausführlichkeit klar zu legen, dann ist das Ganze eben ein Versuch am untauglichen Objekt.

Für nahe verwandte Objekte hat denn auch Harms in einer zweiten Arbeit Ergebnisse entsprechender Versuche mitgeteilt, die eine Abänderung der Nachkommen durch das fremde Soma recht unwahrscheinlich erscheinen lassen. Leider ist es ihm bisher noch nicht gelungen, aus den auf *Triton alpestris* überpflanzten Eiern von *Triton cristatus* erwachsene Nachkommen zu erhalten, sondern nur Ablage reifer Eier. Da aber hier bereits die reifen Eier beider Arten sich erheblich unterscheiden (durch die Färbung), und die Eigenart der überpflanzten Eizellen in keiner Weise entsprechend denen der Pflegemutter abgeändert erscheint, ist hier der Schluß des Autors auf Unwahrscheinlichkeit einer somatischen Beeinflussung berechtigter als in den Regenwurmexperimenten. Hoffentlich gelingt Harms auch bald einmal die Aufzucht von Nachkommen aus den abgelegten Eiern.

Die Arbeit, welche bisher in jeder Beziehung den wenigsten Einwänden ausgesetzt erscheint, die von Castle und Phillips. kommt gleichfalls zu einem durchaus negativen Resultat. Nicht bloß handelt es sich hier um ein Material (Meerschweinchen), welches auf das gründlichste auf seine Erblichkeitsverhältnisse hin untersucht ist, und zwar sowohl die Individuen, welche zum Gonadenaustausch dienten, als auch die auf diesem Wege erhaltenen Nachkommen: auch der Gefahr einer Trübung der Eindeutigkeit der Ergebnisse durch regenerierendes eigenes Keimgewebe der Pflegemutter ist hier nach Möglichkeit begegnet, indem die Ovarien an andere Stellen der Bauchhöhle überpflanzt, und durch jedesmalige Sektion der betreffenden Weibchen die Einheilungs- und Regenerationsverhältnisse untersucht wurden. Allerdings macht Schultz, dem eigene reiche Operationserfahrungen an Meerschweinchen zu Gebote stehen, darauf aufmerksam, daß infolge besonderer, anatomischer Verhältnisse gerade bei diesem Objekt die Einheilung der Ovarien „einen Zentimeter“ vom normalen Ort entfernt, doch nicht völlig vor Mißverständnissen schütze. Aber schließlich zeigt ja die Beschaffenheit der Nachkommen der beiden Weibchen, welche allein in Frage kommen, daß es sich nicht um eigenes, regeneriertes Gewebe handelt. Mir scheint dann ferner ein gewisser Mangel der Versuche zu bestehen in der Versuchsanordnung. Gerade bei den beiden Weibchen, welche allein von den vielen Versuchstieren Nachkommen aus überpflanztem Gewebe lieferten, sind nicht, wie in meinen Versuchen, die Pflegemütter dominante Individuen und die Keimzellen die rezessiver Formen, sondern hier ist Dominant auf Rezessiv transplantiert und nur der Vater ein rezessives Individuum. Bei der völligen Unklarheit über die Ursachen,

welche das Dominieren einer Eigenschaft bewirken, könnte jemand sich auf den Standpunkt stellen, wie er ja auch in der Presence-Absence-theorie anklingt, daß der dominanten Eigenschaft gewissermaßen ein Plus an bewirkenden Ursachen entspräche gegenüber der rezessiven, wonach für eine Beeinflussung der Keimzellen weniger aussichtsvolle Bedingungen geschaffen wären, wenn man Dominant in Rezessiv, als wenn man Rezessiv in Dominant überpflanzte. Oder man könnte einwenden, daß eine Beeinflussung durch das rezessive Soma in den Castleschen Versuchen statthat und nur nicht erkennbar wird, eben weil es sich um eine rezessive Eigenschaft handelt.

Aber auch gegen meine Ergebnisse lassen sich Einwände erheben. Zwar die Schwierigkeit, welche bei den Wirbeltieren eventuelle Regenerationsvorgänge verbliebenen eigenen Keimgewebes bereiten kann, kommt für die Deutung meiner Ergebnisse nicht in Frage, wie die Betrachtung der Nachkommen zeigt. Denn sonst müßte ja, da bei meiner Versuchsanordnung die Pflegemütter dominanten Charakter haben, auf alle Fälle diese Eigenschaft bei wenigstens einigen der Nachkommen erscheinen. Es ist überhaupt ein großer Vorzug der Insektengonade, die ja gleichsam frei in der Körperlymphe „schwimmt“, daß man sie bequem restlos entfernen kann, während für das dem Coelothel mehr oder weniger dicht aufsitzende Keimgewebe des Wirbeltierweibchens weit weniger Gewähr einer restlosen Entfernung geleistet werden kann. Bedenklicher ist schon bei der Transplantation normal auf gelb die schwierige Unterscheidungsmöglichkeit von normal und den alleruntersten Stufen der Gelbentwicklung. Da, wie oben auseinandergesetzt, meine Normalrasse nur hinsichtlich der Gelbentwicklung auf Segment 3 und 4 als sicher „nicht gelb“ rein durchgezüchtet gelten kann (s. o. S. 15), bei der engen Verwandtschaft aller meiner Tiere es aber nicht ausgeschlossen ist, daß sie doch „etwas Gelblut“ besitzt, wäre eine Wiederholung der Transplantationsversuche mit ganz einwandfreiem Normaltiermaterial wünschenswert. Am zweckmäßigsten wählte man dann wohl reine *L. japonica* und europäisches Schwammspinnermaterial aus möglichst abgelegener Gegend (etwa aus Spanien, wo ich früher einmal anscheinend ganz einwandfreie Schwammspinner angetroffen habe). Wünschenswert wäre auch eine genauere Aufklärung der Erbliehkeitsverhältnisse beider Arten hinsichtlich des Raupenkleides, als ich sie bisher geben konnte.

Wichtiger erscheinen mir andere Einwände, die erhoben werden könnten. So könnte man einwenden, daß die Zeitdauer der Einwirkung des fremden Somas zu kurz sei, um einen Einfluß auf die Erbanlagen

auszuüben. Durchschnittlich haben die fremden Gonaden ja nur 8—9 Wochen im fremden Körper zugebracht. Dann wäre der Schwammspinner ein ungeeignetes Material, und man müßte andere Formen wählen mit einer längeren Lebensdauer des Larven- resp. Puppenstadiums. Aber im allgemeinen neigen die Anhänger einer Vererbung erworbener Eigenschaften neuerdings ja mehr zu der Annahme, daß die Länge der Zeitdauer der Einwirkung von geringerer Bedeutung, und daß es viel wesentlicher sei, den richtigen Zeitpunkt, in welchem die Keimzellen sich in ihrer „sensiblen Periode“ befinden, für die Beeinflussung abzuspassen. Sollte in diesem Falle die „sensible Periode“ schon vor der zweiten Raupenhäutung liegen, so dürfte der Schwammspinner gleichfalls ein ungeeignetes Objekt für solche Versuche sein, denn auf noch jüngeren Stadien zu operieren, dürfte technisch kaum gelingen. — Aber im Anschluß an die bekannten Towerschen Experimente wird man eher geneigt sein, die „sensible Periode“ in die Zeit der Puppenruhe zu verlegen, wo ja, bei den Weibchen wenigstens, die Hauptentwicklung der Eier erst einsetzt. Und auch in diesem Falle könnte man gegen meine Versuche einen Einwand erheben, nämlich den, daß zu diesem Zeitpunkt die zu prüfende Eigenschaft nicht mehr besteht. Es handelt sich ja um einen Larvencharakter, der die Rassen unterscheidet, von dem an der Puppe nichts mehr zu finden ist¹⁾.

Schließlich könnte man aber auch die Tatsache, daß ich beim Schwammspinner keine Beeinflussung finde, erklären mit Besonderheiten der Insektenphysiologie; für andere Tiergruppen, speziell die Wirbeltiere, brauchte damit noch nichts als entschieden zu gelten. Besonders durch die umfassenden experimentellen Arbeiten Meisenheimers ist ja ein gewisser Gegensatz in der Physiologie dieser beiden Tierkreise festgestellt worden: ob jedoch innersekretorisch bedingte Korrelationen, um deren Vorhandensein oder Fehlen es sich bei diesem Gegensatz zwischen Wirbeltieren und Insekten handelt, den letzteren wirklich vollständig abgehen, scheint mir doch noch nicht bewiesen, und gerade gewisse oben (S. 18) erwähnte Besonderheiten der Schwarzrasse des Schwammspinners scheinen doch auf eine größere Ähnlichkeit in den

¹⁾ Wenigstens nicht an der äußeren Puppenhaut älterer Puppen. Bei ganz frisch geschlüpften Puppen, die ja noch die Raupenfärbung zeigen, sah ich aber bei der Schwarzrasse z. B. die schwarze Binde zwar schwach aber doch ganz deutlich noch entwickelt. In den Hypodermiszellen dürften sich Reste des Pigments und der Zeichnung noch länger erhalten; sieht man doch sogar am Falter, wenn man die Körperbehaarung abpinselt, durch die Cuticula Reste der Raupenzeichnung durchscheinen.

physiologischen Vorgängen hinzuweisen, als man jetzt gemeinhin annimmt. Allerdings handelt es sich bisher um wenig mehr als bloße Mutmaßung.

Auch ist dadurch, daß die beiden von mir untersuchten Eigenschaften keine Veränderung der Erbanlagen auszuüben vermögen, noch nichts präjudiziert für andere Charaktere. Es ist durchaus möglich und erst kürzlich von Haecker betont worden, daß die Erbfaktoren hinsichtlich ihres physiologischen Verhaltens nicht gleichwertig zu sein scheinen. So würde die Schwarzstreifigkeit meiner Raupen nach Haeckers Sonderung als Merkmal mit „einfach verursachter“, die starke Gelbentwicklung der Gelbrasse als ein solches mit „komplex verursachter Entwicklung“ zu gelten haben, und es wäre damit eine Verschiedenheit hinsichtlich ihres physiologischen Zustandekommens und vielleicht auch ihrer Fähigkeit, Einflüsse auszuüben, angedeutet. — Auch darauf wäre hinzuweisen, daß die bisher auf diese Fähigkeit geprüften Eigenschaften sämtlich bloße Färbungsunterschiede betreffen. Merkmale, die durch besondere Wachstumsvorgänge entstehen, sind noch nicht auf ihre Fähigkeit, eine „somatische Induktion“ auszuüben, geprüft worden. Gerade aus diesem Grunde hatte ich bei meinen geplanten Hühnertransplantationen Hauben- und Kammhühner zum Austausch benutzen wollen.

Wenn also m. E. noch weitere analoge Transplantationsversuche an Objekten anderer Art notwendig sind, ehe wir in streng wissenschaftlichem Sinne die Möglichkeit einer „somatischen Induktion“ als unbegründete Annahme ablehnen dürfen, so möchte ich auch für die Versuchsanordnung derartiger Experimente auf eine Maßnahme hinweisen, die gleichsam wie ein Katalysator wirken könnte, um leichter eine Beeinflussung herbeizuführen. Wenn nämlich wirklich die Semonsche Parallelsetzung der Vererbungsvorgänge mit psychischen Vorgängen mehr ist als ein bloßes Gleichnis, dann sollte man meinen, ein solches „Erinnerungsbild“ müßte am leichtesten wieder geweckt werden können, wenn es eben noch aktuell war, und schon wieder die gleiche „Vorstellung“ als Reiz von außen einwirkt. Und das würde doch geschehen bei einer Versuchsanordnung, wie sie z. B. bei meinen Weibchen Nr. 6 und 7 durchgeführt ist: bei Transplantation innerhalb einer aufspaltenden F_2 -Generation¹⁾. Hier ist in der vorausgehenden Elterngeneration noch die Eigenschaft vorhanden gewesen, welche man in Gestalt des schwesterlichen Somas aufs neue auf das Keimplasma der herausgemendelten rezessiven Geschwister einwirken läßt. Gelingt es

¹⁾ Auch in dem einen Fall von Castle handelt es sich um eine Transplantation zwischen F_2 -Individuen.

dabei, besonders die homozygot dominanten Geschwister als Pflegemütter auszuwählen, was mir bisher infolge Nichtunterscheidbarkeit der Homo- und Heterozygoten nicht möglich war, glückt ferner erfolgreiches Einheilen der transplantierten Gonade nicht bloß im weiblichen, sondern auch im männlichen Geschlecht, wofür bei Wirbeltieren bisher allerdings nur geringe Aussichten bestehen, dann ist damit eine Versuchsanordnung gegeben, wie sie günstiger m. E. nicht geschaffen werden kann, um die Beeinflussung erkennbar werden zu lassen, sofern eine solche wirklich statthat.

Potsdam, Institut für Vererbungsforschung, 25. Juni 1919.

Literatur.

- Castle, W. E. and Phillips, J. C., 1911. On germinal transplantation in Vertebrates. Publ. 144. Carnegie Inst. Washington.
- Davenport, C. B., 1911. The transplantation of ovaries in Chickens. Journ. of Morph. Vol. 22.
- Foges, 1902. Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Pflüg. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 93.
- Forbush, E. H. and Fernald, C. H., 1896. The gypsy moth. Boston.
- Guthrie, C. C., 1908. Further results of transplantation of ovaries in Chickens. Journ. of exper. Zool. Vol. V.
- 1911. On graft hybrids. Americ. Breed. Assoc. Vol. VI.
- Haecker, V., 1914. Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz. Jena, G. Fischer.
- 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena, G. Fischer.
- Harms, W., 1912. Überpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34.
- 1912/13. Überpflanzung von Ovarien in eine fremde Art II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 35.
- Judeich u. Nitzsche. Lehrbuch der Forstinsektenkunde.
- Kammerer, P., 1909. Vererbung künstlicher Farbveränderungen. Umschau Bd. 13.
- 1913. Vererbung künstlicher Farbveränderungen IV. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 36.
- Klatt, B., 1908. Die Trichterwarzen der Liparidenlarven. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 27.
- 1913. Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Kopulation und Eiablage beim Schwammspinner. Biol. Centralbl. Bd. 33.
- 1919. Experimentelle Untersuchungen über die Beeinflussbarkeit der Erbanlagen durch den Körper. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin.
- Kopeč, St., 1911/12. Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33.
- Magnus, V., 1907. Transplantation of ovaries med saerligt hensyn til afkommet. Norsk magaz. f. Laegevidenskaben Bd. 68.
- Meisenheimer, J., 1910. Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. 35.

- Schultz, W., 1913. Vorschläge zum Studium der somatischen Vererbung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 37.
 Schulze, P., 1918. Sitzungsbericht vom 12. Juni 1917. Deutsche Ent. Zeitschr., Sitzungsberichte S. 173—177.

Tafelerklärung.

Tafel I, Fig. 1—5.

(1—3 aufgenommen mit Leitz Mikrosommar 80,
 4 und 5 aufgenommen mit Leitz Mikrosommar 64.)

- Fig. 1. Erwachsenes Tier der Gelbrasse, nicht nigristisch; aus transpl. ♀ Nr. 5 (VIII₈ schwarz).
 Fig. 2. Erwachsenes Schwarzstreiftier; aus Kontrollzucht Nr. 167.
 Fig. 3. Erwachsene nigristische Raupe der Gelbrasse; aus transpl. ♀ Nr. 5 (VIII₈ schwarz).
 Fig. 4. Verlust der rechten Mittel- und Seitenwarzen sowie der Trichterwarze auf Segment 9; aus transpl. ♀ Nr. 2 (VI₈ schwarz).
 Fig. 5. Verkümmern der Mittelwarzen auf dem 8. (Genital-) Segment; gleichfalls aus transpl. ♀ Nr. 2 (VI₈ schwarz).

Tafel II, Fig. 6—16.

(Sämtlich aufgenommen mit Leitz Mikrosommar 64.)

- Fig. 6 und 7. Zwei Schwarzstreiftiere vor der dritten Häutung, 6 kurz vor der Häutungsruhe, 7 jünger; aus Kontrollzucht 159.
 Fig. 8. Vorzügliches Gelbtier vor der dritten Häutung; aus transpl. ♀ Nr. 1 (IV₂ schwarz).
 Fig. 9. Weniger gutes Gelbtier vor der dritten Häutung; aus transpl. ♀ Nr. 5 (VIII₈ schwarz).
 Fig. 10. Zweifelhafte Normaltier vor der dritten Häutung; aus transpl. ♀ Nr. 9 (V₄ gelb).
 Fig. 11. Einwandfreies Normaltier vor der dritten Häutung; aus transpl. ♀ Nr. 3 (II₁ schwarz).
 Fig. 12. Schwarzstreiftier vor der zweiten Häutung; aus Kontrollzucht Nr. 157.
 Fig. 13. Vorzügliches Gelbtier vor der zweiten Häutung; aus transpl. ♀ Nr. 1 (IV₂ schwarz).
 Fig. 14. Zweifelhafte Normaltier vor der zweiten Häutung; aus transpl. ♀ Nr. 12 (VIII₈ gelb).
 Fig. 15. Zweifelhafte Normaltier vor der zweiten Häutung; aus Kontrollzucht Nr. 156.
 Fig. 16. „Umkehr“ des Gelb auf Segment IV. bei einem erwachsenen Gelbtier; aus transpl. ♀ Nr. 5 (VIII₈ schwarz).

Kleinere Mitteilungen.

Über das Schlagwort „Lamarckismus“.

Von Richard Semon †.

In einem Referat über meine vor fünf Jahren erschienene Arbeit: „Die Fußsohle des Menschen“ im 3. Heft, Bd. XIX dieser Zeitschrift kennzeichnet der Referent H. Siemens meine Deutung der Befunde als „Lamarckistische Erklärung“ und sagt von letzterer aus: „Da sie aber eine aktive, nicht in der Erbmasse begründete Anpassung und somit eine transzendente Zweckmäßigkeit der lebenden Natur voraussetzt, kann sie keine naturwissenschaftliche Erklärung der Phylogenese geben.“

In der referierten Arbeit verweise ich an verschiedenen Stellen auf mein zusammenfassendes Werk: Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften“ (Leipzig 1913), in dem ich ebenso wie auch schon in vielen früheren Arbeiten die von Siemens hervorgehobene Seite der Lamarckschen Anschauungen, nämlich die Zurückführung der Anpassung auf die durch das Bedürfnis geweckte Aktivität des Organismus, auf das entschiedenste und ausdrücklichste zurückweise und immer wieder vor den Schlagworten „Lamarckismus“ und „Lamarcksches Prinzip“ warne, weil sie Lamarcks naturwissenschaftlich nicht zu haltende Ansichten über das Zustandekommen der Anpassungen mit seiner Annahme einer somatogenen Vererbung verquicken, einer Annahme, die auf eine rein physiologische Grundlage gestellt werden kann und sich durch exakt naturwissenschaftliche Methoden beweisen oder widerlegen lassen wird.

Die bezüglich der somatogenen Vererbung zu stellende Frage lautet nämlich: Können genotypische Veränderungen nur durch physikalische oder chemische Reize hervorgebracht werden, die die Keimzellen direkt treffen, ein Vermögen dieser Reize, das experimentell nachgewiesen ist, oder können derartige Veränderungen auch durch energetische Einwirkungen hervorgebracht werden, die nur auf dem Umwege der physiologischen Reizleitung in Form einer fortgeleiteten Erregung, also als Erregungsenergie zu den Keimzellen gelangen? Es handelt sich hier also um eine rein physiologische Frage, die nichts Transzendentes an sich hat.

Denn kein Naturforscher zweifelt daran, daß die Erregungsvorgänge in den Nerven, Muskeln und anderen zelligen Gebilden energetische Vorgänge sind, obwohl über die hier in Betracht kommende Energieart die Ansichten noch geteilt sind. Niemand zweifelt ferner, daß sie sich auf dem Leitungswege fortpflanzen, kein moderner Hirnforscher zweifelt, daß z. B. der vom peripheren Empfangsapparat zum Gehirn fortgeleitete Erregungsvorgang dort bleibende materielle Veränderungen zurückzulassen vermag. Da handelt es sich um nichts Transzendentes, dies sind streng physiologische Fragen, aus denen, wenn wir erst tiefer in das Wesen der Erregungsenergie eingedrungen sein werden, rein physikalisch-chemische Fragen werden können.

Wenn wir nun aber weiter die Frage stellen, ob Erregungen auf dem Leitungswege bis zu den Keimzellen vordringen und in ihrem Keimplasma ebenso nachweisliche Veränderungen hinterlassen können, wie die direkt eindringenden Reize es tun, so ist auch in dieser Fragestellung und den Versuchen ihrer Lösung für Transzendentes kein Raum. Diese Frage ist eine rein empirische; sie ist, wie ich früher (Problem der Vererbung 1913, S. 177) sagte „die Frage der Kraftprobe: sind die Erregungsenergien durchweg zu schwach oder sind sie unter Umständen kräftig genug, die Determinanten des Keimplasmas zu verändern?“ Dies ist das Problem der somatogenen Vererbung. Man mag jene Frage aus empirischen Gründen emphatisch verneinen. Niemand aber, der sich die Mühe genommen hat zu verstehen, um was es sich bei ihr handelt, wird ihre Bejahung als einen Verzicht auf naturwissenschaftliche Erklärung kennzeichnen, wie H. Siemens es tut, der trotz meiner wiederholten Warnung dem unglücklichen Schlagwort Lamarckismus neuerdings zum Opfer gefallen ist.

Referate.

Steche, O. Grundriß der Zoologie. Leipzig, Veit u. Co. 1919. 508 S.

Der mehr denn je auf Erkenntnis des Gesetzmäßigen im Naturgeschehen gerichtete Geist der heutigen zoologischen Wissenschaft drückt auch dem vorliegenden Grundriß der Zoologie für Studierende seinen Stempel auf. Wohl will und wird derselbe die „bewährten Lehrbücher keineswegs verdrängen“, aber es ist doch eine Tatsache, daß die — gerade in didaktischer Hinsicht — so überaus nützliche Anordnung der Tatsachen nach in erster Linie physiologischen Gesichtspunkten in den bisherigen Lehrbüchern zu wenig in Anwendung kommt. Daß eine solche Darstellungsweise auch Nachteile bietet, ist unbestreitbar. Allein schon die Tatsache der Lückenhaftigkeit unserer physiologischen Kenntnisse für weite Teile der Zoologie macht eine systematische Anordnung vieler Einzelfragen unmöglich und muß bewirken, daß diese nur so á propos besprochen werden. Aber schließlich soll ja jeder Anfänger, und für diese ist das Buch bestimmt, durch eigenes Durchdenken sich eine solche systematisch geordnete Kenntnis selbst erarbeiten. So will Steche durch eine klare Darstellung „der Hauptpunkte unserer Wissenschaft“ auf ein weiteres Studium vorbereiten. — Diese Darstellung wird in didaktischer Hinsicht sicher uneingeschränkt als gut bezeichnet werden können. Gerade die einfachsten Grundfragen, an welche der längst in oder gar über seiner Wissenschaft stehende oft nicht mehr denkt, die dem Anfänger aber so häufig trotz (oder wegen?) ihrer Einfachheit zum Stein des Anstoßes werden, sind mit Sicherheit herausgeschält, und dann in geschickter, gut verständlicher Weise die Schwierigkeiten gesteigert.

Wenn man, was nun den Stoff selbst anlangt, in einem Grundriß keine eigenen neuen Ideen erwarten wird, so wird man um so mehr erfreut sein, wenn die Auswahl der Beispiele, hie und da auch theoretische Erörterungen eine originelle Note aufweisen. In dieser Hinsicht sind z. B. manche hübsche Einzelbeispiele für Farbanpassung und Mimikry bemerkenswert, die Heranziehung der Pendulationstheorie, die „vielleicht bestimmt ist, eine wichtige Rolle zu spielen“, bei der „noch kaum“ in Angriff genommenen Aufgabe, „die Gesetze der Verbreitung und Artenentwicklung“ zu ergründen, oder der nebenbei gemachte Hinweis, daß die als Deuterostomier zu den Wirbeltieren in nähere Beziehung tretenden Echinodermen auch hinsichtlich ihres Skeletts, das bei beiden ein inneres Bindegewebsskelett ist, sich ähnlich verhalten im Gegensatz zur andern großen Entwicklungsreihe der Protostomier u. a. m.

Damit haben wir auch schon den einen der für die speziellen Zwecke der vorliegenden Zeitschrift in Betracht kommenden Teile des Buches berührt:

In diesem I. Teil („Allgemeine Morphologie“) wird nämlich zugleich eine kurze Darlegung der Abstammungsverhältnisse der Tiergruppen gegeben: Echinodermen und Chordaten als Deuterostomier weit unterhalb der Ringelwürmer von Trochophoravorfahren abzweigend; Insekten und Myriopoden mittels des Peripatus von Anneliden, die Arachnoideen und Crustaceen über die Trilobiten aus gleicher Quelle. Auch sonst das übliche: die Plattwürmer mittels der kriechenden Ctenophorenarten dem Hauptstamm tief unten verbunden, die Mollusken weiter oben durch die Trochophora.

Der II., für uns hier wichtigste Teil behandelt „die stammesgeschichtliche Entwicklung der Organismen, Deszendenztheorie, Vererbung und Artbildung“. Nach kurzer Gegenüberstellung der vordarwinschen Typenlehre und der Abstammungslehre, wobei die üblichen „Beweise“ für letztere erörtert werden, geht Verf. auf die Vererbungsvorgänge näher ein. Zuerst wird die zytologische Seite (Reduktionsteilung) kurz in den Grundzügen behandelt, auf ihr aufbauend die Ergebnisse der Kreuzungsversuche, wobei als Beispiele wie leider regelmäßig fast ausschließlich botanische Objekte benutzt werden. Die Bombyxversuche Toyamas das einzige zoologische Beispiel. Ganz praktisch sind die farbigen Schemata, um die Verschiedenheiten des intermediären und des dominanten Vererbungstypus zu veranschaulichen. Kompliziertere Vererbungserscheinungen werden nicht genauer durchgesprochen, nur der Koppelung kurz gedacht, ohne jedoch die neuerliche Morgansche gedankliche Verknüpfung dieser Erscheinungen mit den zytologischen Vorgängen näher darzulegen. Erörterungen über die wahre Natur der Gene, über Präformation und Epigenese folgen. — Bei der Darlegung der praktischen Bedeutung der Vererbungslehre für die Verbesserung der menschlichen Gesellschaft wird sehr richtig vor voreiligen sozialen Maßnahmen gewarnt, weil die Heterozygotennatur der meisten Personen wie die weitgehende Modifizierbarkeit der einzelnen Eigenschaften schwer ein klares Urteil zulassen.

Es folgt dann ein Abschnitt über die Variabilität, im wesentlichen im Sinne Johannsens; trotzdem steht Steche in der Gewissensfrage der heutigen Biologie, hinsichtlich des Problems der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften keineswegs auf ablehnendem Standpunkt, doch ist hier die theoretische Erörterung, besonders auch der Kammererschen Versuche, die ja immer noch die einzigen experimentellen Beweismittel für die „Somatogenie“ der Mutationen darstellen und in extenso geschildert werden, recht schwach; die Haeckerschen Ausführungen zu diesem Problem werden gar nicht erwähnt. Auch die Kritik der Selektionstheorie, deren „Ansprüche durch Zurückgreifen auf die Mutationen nicht gerade gestärkt worden sind“, ist nicht sehr tief. Dagegen bietet der folgende Abschnitt, in welchem das Problem der Zweckmäßigkeit, der Orthogenese und des Vererbungsvorganges selbst von physiologischen Gesichtspunkten beleuchtet wird, durchaus originelle und sehr lesenswerte Gedankengänge, die hier in einem kurzen Referat naturgemäß nicht vorgeführt werden können.

In Teil III, der „die Fortpflanzung“ behandelt, werden im Schlußkapitel über die Geschlechtsbestimmung“ die Correnschen Bryoniaversuche, die Hauptergebnisse der Heterochromosomenforschung (die als ein Index der vollzogenen Differenzierung aufgefaßt werden) und auch schon die Baltzerschen Bonelliaversuche gebracht.

Die beiden letzten Teile des Buches, von denen der besonders anregend geschriebene Teil IV („Allgemeine Physiologie“) wohl der originellste des ganzen Werkes ist, während Teil V („Vergleichende Anatomie“) besonders

durch Bütschlis Darstellung des Gegenstandes beeinflusst ist, bieten für die speziellen Interessen der Ztschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre weniger Wichtiges.

B. Klatt.

Cockayne, E. A. „Gynandromorphism“ and kindred problems. Journ. of Genetics, vol. 5, Nr. 2, 1915, p. 75—131, pl. XXI—XXIV.

Verfasser versucht die bis jetzt bekannt gewordenen Fälle von Gynandromorphismus in nähere Beziehung zueinander zu bringen. Man hat solche vor allem bei Insekten gefunden, aber auch bei verschiedenen Krustaceen, 2 bei Spinnen, 5 bei Vögeln und 1 beim Mensch. In den einzelnen Insektengruppen ist das Auftreten verschieden häufig: mehrere Tausend bei Lepidopteren, etwa 90 bei Hymenopteren außer den Eugasterischen Bienen. — Eine Klassifikation nach äußeren Merkmalen läßt sehr unbefriedigt; anatomische Untersuchungen sind leider sehr wenige angestellt. Verf. selbst bringt kurze Angaben der anatomischen Befunde, nebst Abbildungen des Genitaltrakts und der äußeren Genitalorgane von 9 *Amorpha populi*, aus einer Zucht stammend, und von 2 *Agriades coridon*. Er gibt folgende Einteilung:

- I. Genetische Hermaphroditen. (Primäre Geschlechtsdrüsen von beiden Geschlechtern vorhanden.)
 1. *lateral*. (Die meisten Insekten, die Vögel, 1 *Homarus vulgaris*.)
 2. *unilateral*. (1 *Amorpha populi*, 1 *Polyergus rufescens*.)
 3. *bilateral*. [*Lymantria* (Goldschmidt u. a.)]
- II. Primäre somatische Hermaphroditen. (Geschlechtsdrüse oder -drüsen von nur einem Geschlecht, aber Teile des sekundären, inneren oder äußeren Geschlechtsapparates von beiden Geschlechtern vorhanden.)
 - a) männlicher Typ (Individuen von *Amorpha populi*.)
 - b) weiblicher Typ (1 *A. populi*, 1 *Vanessa antiopa*, 1 *Dryas paphia*, 1 *Leptothorax tuberosum*.)
- III. Sekundäre somatische Hermaphroditen. (Geschlechtsdrüse oder -drüsen von nur einem Geschlecht; sekundärer Geschlechtsapparat dem der vorhandenen Geschlechtsdrüse entsprechend. Sekundäre Geschlechtscharaktere von beiden Geschlechtern in Antennen, Flügeln oder anderen Körperteilen.)
 - a) männlicher Typ [selten: 1 *Lymantria (ocneria)*.]
 - b) weiblicher Typ (6 *Agriades coridon*.)

Mit Heterochroismus bezeichnet Verf. die Fälle, bei denen alle Körperteile von einem Geschlecht in der typischen Form, die vom anderen Geschlecht in einer aberranten ausgebildet sind. Er führt 21 Lepidopteren an, bei denen man diese Erscheinung feststellte.

Man kennt jedoch auch Heterochroismus (in etwa 50 Fällen), ohne daß Gynandromorphismus damit verbunden war. Bei einigen Arten: *Acidalia virgularia*, *Aglia tau*, *Psilura monacha*, *Antherocera trifolii* fand sich Heterochroismus mit und ohne Gynandromorphismus. Vergleichbar mit diesem Heterochroismus sind die *Drosophila Morgans* mit „rudimentary, miniature and rudimentary-miniature“ Flügeln, und Abnormalitäten bei eineiigen Zwillingen (*free-martin* beim Rind: *male free-martin-bull.*; *female free-martin-heifer.*), (ein Fall beim Mensch, in dem einer der Zwillinge farbenblind, der andere normalsichtig war). — Es sind ferner Fälle von Gynandromorphismus auch bei solchen Arten bekannt, bei denen eine bestimmte Aberration stets nur im weiblichen Geschlecht auftritt, die dann also teils von typischem männlichen Aussehen, teils von aberrationnaler weiblicher Färbung sind. — Innerhalb einiger Arten gibt es

sicher Rassen, die zum Gynandromorphismus neigen. Direkt vererben können aber nur die sekundären somatischen Gynandromorphen. Unter Hybriden ist Gynandromorphismus weit häufiger als unter reinen Rassen: z. B. fand sich unter mehreren Tausend primärer Hybriden von *Bistoninae* nur ein Gynandromorphe, von den erhaltenen 10 sekundären Hybriden waren alle 10 Gynandromorphen, wie auch die 50 Puppen.

In einem Schlußkapitel bespricht Verf. die bis jetzt aufgestellten Theorien, die er in 4 Gruppen zusammenfaßt. Seine eigene Ansicht stellt er in folgenden Schlußfolgerungen auf:

1. Gynandromorphen fallen wahrscheinlich in drei Gruppen. Die ersten zwei enthalten eine größere Zahl symmetrischer Gynandromorphen, die ein vermischtes oder feines Mosaik männlicher und weiblicher Charaktere zeigen, und einige von vorwiegend männlichen oder weiblichen Charakteren, die aber auf den Flügeln Striche mit Farben und Mustern des andern Geschlechtes tragen. Diese sind eingeschlechtlich oder besitzen Geschlechtsdrüsen mit vermischten Hoden- und Ovariumgewebe. Die dritte Gruppe enthält vollkommen oder fast vollkommen halbierte Gynandromorphe, einige mit einer groben, andere mit einer feinen Mosaikanordnung der Geschlechtscharaktere.

2. Die erste Gruppe rührt von einer Differenz der Faktoren für Geschlecht oder sekundäre Geschlechtscharaktere oder beider bei den beiden Eltern her. Die Charaktere verhalten sich als einfache Mendeldominanten bezw. -recessive. Diese Differenz kommt bei *Lymantria dispar* und *var. japonica* vor.

3. Die zweite Gruppe wird wahrscheinlich verschuldet durch ein Fehlschlagen im normalen Verschmelzungsprozeß der Geschlechtschromosomen des Spermatozoums und Eies. Dies geschieht vor allem in den Fällen bei denen die Eltern verschiedenen Arten angehören.

4. In der dritten Gruppe ist die Bedingung geknüpft an eine unregelmäßige Verteilung des Chromatins, das die Faktoren für Geschlecht und sekundäre Geschlechtscharaktere oder für eines allein trägt, während der ersten beiden Zellteilungen, und zwar auf einem späteren Stadium der Mitose und nicht auf einem früheren wie bei den ersten Furchungszellen, die ungleich in ihrem Chromatin sind.

5. Eine ähnliche ungleiche Verteilung des Chromatins, das einen somatischen Charakter trägt, führt zu Heterochroismus.

6. Beide Unregelmäßigkeiten können auch zusammen eintreten und bringen einen heterochroischen Gynandromorphen hervor.

7. Die Existenz von diesen genau parallelen Gruppen von heterochroischen Insekten, einfachen Gynandromorphen und heterochroischen Gynandromorphen läßt vermuten, daß das Geschlecht ein von einer Mendel-Einheit abhängender Charakter ist in jeder Weise vergleichbar einer somatischen Eigentümlichkeit.

8. Alle die geschlechtlichen und somatischen Besonderheiten der zweiten Gruppe von Gynandromorphen rühren von einer Mosaikanordnung von Zellgruppen mit Kernen von verschiedenem Chromosomengehalt her, die wiederum von einer ähnlichen Anordnung der Embryonalzellen, aus dem sich die einzelnen Teile entwickeln, stammt.

9. Diese embryonale Zellanordnung ist möglich durch die syncytiale Natur des Eies während der Furchung und präblastodermalen Stadiums, das Kernwanderung in jeder Ausdehnung erlaubt. In den meisten Fällen tritt eine solche garnicht oder nur geringfügig ein, in andern ist sie sehr ausgedehnt.

10. Von Vögeln sind vier halbierte und ein fast vollkommen halbiertes Gynandromorph bekannt. Dies rührt daher, daß aus jeder Zelle der ersten Furchung eine Hälfte des Individuums sich entwickelt. Kernwanderung ist nicht vorhanden oder nur in sehr geringem Maße. Krüger (Bonn.)

Stieve, H. Über experimentell, durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes (*Gallus domesticus*). Arch. f. Entw. mech. Bd. 44, Heft 3/4, 1918.

Nur von den wenigsten Vererbungsforschern wird der Tatsache genügend Rechnung getragen, daß weitaus die meisten Eigenschaften, die durch das Kreuzungsexperiment untersucht werden, domestizierten Organismen zugehören und zum großen Teil erst im Laufe der Domestikation aufgetreten sind. Mit der Hauptgrund für die Vernachlässigung dieses Gesichtspunktes ist wohl der Umstand, daß unsere Kenntnis über den Einfluß der Domestikation seit Darwin merkwürdigerweise nicht wesentlich gefördert und vertieft worden sind. Jetzt scheint sich das endlich zu ändern, und die vorliegende Arbeit zeigt, wie besonders durch genaue metrische Untersuchungen, kritisch verarbeitet, selbst an so alltäglichen Objekten, wie es der Eierstock des Huhnes ist, wichtige allgemeine Erkenntnisse gewonnen werden können.

Die allgemeine Erfahrung, daß Gefangenschaft auf die Geschlechtstätigkeit, im weitesten Sinne gefaßt, einen mehr oder minder retardierenden Einfluß übt, kann auch an längst domestizierten Tieren bestätigt werden, denen man ihre relative Freiheit kürzt, durch gezwungenen Aufenthalt in engerem Raum. So hören Hühner, die bisher freien Auslauf hatten, mit dem Legen auf, wenn sie bei sonst gleichem Futter in einen Käfig oder kleinen Stall gesperrt werden. Die Vorgänge, die sich dabei am Ovar abspielen, hat Stieve nun genauer untersucht. Bei Tieren, deren Legetätigkeit genau geregelt war, indem sie Tag für Tag programmäßig ein Ei brachten (er arbeitete mit genau bekanntem Material einer großen Geflügelzuchtanstalt), findet man im Ovar Follikel in allen möglichen Größenabstufungen. Die verschieden großen Follikel, der Größe nach geordnet, geben also ein Bild des Wachstums eines einzelnen Follikels in der letzten Zeit vor der Eiablage (genau: in den so viel letzten Tagen vor derselben, als es Follikel sind, denn jeden Tag wäre ja die Reife je eines — des nächstgrößeren — Follikels zu erwarten gewesen). Man kann so durch Vergleich der Größe der Follikel feststellen, daß das Ei in der ersten — längeren — Periode seines Wachstums sehr langsam zunimmt; erst vom 6. Tage vor der Ablage beginnt ein sehr rapides Wachstum, in diese Zeit fällt also die Hauptmassenzunahme des Eis. Aus dem Gesagten folgt, daß in jedem Ovar im allgemeinen nicht mehr als 6 besonders große Follikel vorhanden sein können. Beide Abschnitte des Eiwachstums sind übrigens auch durch besondere Kernverhältnisse charakterisiert. Diese Darlegungen gelten natürlich nur für Ovarien während der Legezeit, nicht während Brut- und Mauserzeit. — Ovarien von Tieren nun, die während der Legezeit gefangen gehalten werden und bereits am 2. Tage der Gefangenschaft mit Legen aufhörten, zeigen deutliche Rückbildungserscheinungen an den größten Follikeln (auch Kernveränderungen!) bei längerer Dauer der Gefangenschaft an entsprechend mehr Follikeln der nächsten Größenstufen. Schließlich kann das ganze Ovar der fettigen Degeneration verfallen, obwohl die Tiere sonst gesund sind, zunehmen usw. Andere Individuen wieder gewöhnen sich schließlich an die Gefangenschaft und be-

ginnen nach längerer Zeit wieder zu legen. In ihrem Ovar findet man dann eine Anzahl verschieden großer, völlig atretischer Follikel — die Reste der bei Einsetzen der Gefangenschaft größten vorhanden gewesenen Follikel, während die nächstgrößeren nicht degenerierten, sondern nach einer Ruhepause weiter wuchsen und jetzt die normale Größenskala bilden. — Den Grund für diese plötzlich einsetzenden anatomischen Veränderungen sieht Stieve in der Veränderung der psychischen Situation des Tieres, dessen Angstgefühl auf den Stoffwechsel entsprechend einwirken. — Das sind die Hauptresultate der Untersuchungen, die leider wie so viele durch den Krieg gestört wurden. Hoffentlich wird ihre Weiterführung möglich gemacht. Sollte dies der Fall sein, so würde sich vielleicht ein genaues Beachten vor allem auch des innersekretorischen Apparates bei den Versuchstieren empfehlen.

B. Klatt.

Wolk, P. C. v. d., 1919. Onderzoekingen over blyvende modificaties en hun betrekking tot mutaties. (Untersuchungen über Dauermodifikationen und ihre Beziehungen zu Mutationen.) Cultura, XXXI, S. 82—105, 1 Taf.

An einem Baume von *Acer pseudo-platanus*, dessen Zugehörigkeit zu dieser Art aber nicht mit völliger Sicherheit bestimmt werden konnte, fand nach vorhergehender Beschneidung an den Wundstellen eine bemerkenswerte Verwesung statt, weil die notwendige Versorgung unterlassen worden war. Zweige, welche in der Nähe dieser Fäulnisstellen standen, bildeten nun plötzlich weiße Blätter; nach einiger Zeit traten auch ganze weißblättrige Zweige hervor. Auch in anderen Hinsichten waren diese weißblättrigen Zweige abweichend; die Blattspreite war sternförmig mit langen, schmalen Zipfeln, die Blattstiele waren länger als normal, nicht rötlich sondern gelb mit winzigen braunen Flecken, die Zweige mit feinen Rinnen und einigermaßen samtweich behaart, auffallend kurze Internodien, die Rinde locker um das Kernholz liegend, mit großer Markentwicklung, Blüten größer und rötlich, Infloreszenzen armbütiger, Blüten getrenntgeschlechtlich, also nicht polygam, sondern jeder Zweig entweder männlich oder weiblich.

Die Entstehung dieser Abweichungen war der Erfolg der Anwesenheit eines bestimmten Bakteriums, welche Bakterie vom Verf. in Reinkultur erhalten wurde und welche von ihm „Modifikationsbakterie“ genannt wurde. Nähere Bestimmungen dieser Bakterie sind nicht vorgenommen worden; wohl gibt Verf. einige kurze Angaben über ihre charakteristischen Merkmale. Die Bakterie konnte in die Wundstellen eindringen, sowie in die Zweige wie in die Samen; letzterenfalls waren die aus diesem Samen aufwachsenden Keimpflänzchen vom Anfang an weißblättrig und also nicht lebensfähig. Aus anderen Beobachtungen bekannt mit der desinfizierenden Wirkung, welche das in der Pflanze vorhandene Kalziumoxalat haben kann, hat Verf. damit versucht, die Infektion in weißen Pflanzenteilen und Keimpflänzchen zu bekämpfen: das Ergebnis war sehr merkwürdig: zwar wurden in den mit Kalziumoxalat behandelten Pflanzen keine Bakterien mehr aufgefunden, aber dennoch blieb die Abweichung bestehen, die Pflanzenteile und Pflänzchen blieben weißfarbig und bildeten aufs neue weiße Blätter. Kreuzungsversuche mit nichtdesinfizierten Blüten ergaben in beiden reziproken Kreuzungen nur weiße Nachkommen (13 und 9): mit Blüten einer künstlich infizierten Infloreszenz: weiblich grün \times männlich weiß nur grüne (6), männlich grün \times weiblich weiß nur weiße (7) Nachkommen. Kreuzungen normaler Blüten

mit Blüten an desinfizierten weißen Zweigen gaben in Blattform und Blattspreite intermediäre, gefleckte Pflänzchen (13). Im letzten Falle fehlt die Angabe, welche der reziproken Kreuzungen die Nachkommen geliefert hat.

Wenn die oben sehr kurz referierten Ergebnisse der van der Wolk'schen Untersuchungen ganz zuverlässig sind, so haben wir hier einen unbedingt sehr interessanten Fall vor Augen. Seine Betrachtungen, ob wir hier Erscheinungen vegetativer Bastardspaltung oder Chimärenanalyse finden, dürfen wir außer acht lassen, weil diese Lösung wohl mit Recht von ihm verneint wird; die Infektions- sowie die Desinfektionsversuche mit Samen und jungen Pflänzchen zeigen wohl die Unhaltlichkeit derartiger Lösungen. Aber was denn? An erster Stelle steht das Auftreten der weißblättrigen Zweige mit den damit verknüpften Nebenerscheinungen als Resultat der Infektion seitens der Modifikationsbakterie; m. E. dürfen wir aber nicht mit dem Verf. die weißen Zweige als völlig anders geartetes Individuum betrachten. Denn die physiologische Seite der beobachteten Erscheinungen ist zu verwickelt; es ist doch sehr gut möglich, daß die Chlorophyllvernichtung durch die bakteriellen Stoffe und die dadurch hervorgerufene Assimilationsstörung sämtliche andere beobachteten anatomischen und biologischen Abweichungen als notwendigen Erfolg hat. Diese Infektion kann über den Eizellen und Pollen hinaus in die Nachkommen übergehen als Keimzellinfektion („Übertragung“ statt „echte Vererbung“). Die Folgen dieser Infektion bleiben noch lange nach dem Absterben der Bakterie herrschend, können in der Pflanze sich verbreiten und selbst die Fortpflanzungszellen an den desinfizierten Zweigen würden die Eigenschaft für „normale Blätter“ verloren haben. Verf. glaubt dieses Ergebnis dem Eindringen der von der Bakterie ausgeschiedenen Vergiftungstoffe in die Kerne des Pollens und der Eizellen zuschreiben zu dürfen und würde auf Grund dessen fast glauben, eine wirkliche Mutation vor sich zu haben.

Glücklicherweise aber schreibt er in fragender Form: „Mutation?“, denn ich würde doch nicht so leicht auf Grund der von v. d. Wolk erteilten Angaben auf Mutation schließen. Die von der „Modifikationsbakterie“ hervorgerufenen Veränderungen im Pflanzenkörper sind gewiß tiefgehend, aber ich möchte über eine derartige, vielleicht prinzipiell wichtige, Untersuchung eine andere Veröffentlichung wünschen. Die Zahl der von v. d. Wolk erhaltenen Bastardpflänzchen ist außerordentlich klein (am höchsten 13); die F_1 -Pflänzchen (und besonders von den intermediären Bastarden würde das notwendig sein) haben keine Nachkommenschaft ergeben. Wir wissen, daß Parasiten eine sehr weitgehende Einwirkung auf Organismen und ihre Fortpflanzungszellen hervorrufen können (man denke z. B. an verschiedene Beispiele der menschlichen Pathologie); und jetzt auf Grund der vom Verf. erteilten Angaben, welche vorläufig noch nicht weitergehen als syphilitische Infektionen z. B., auf „Mutation“ zu schließen, erscheint mir noch völlig unbegründet.

Es ist also m. E. in hohem Grade bedauerlich, daß Verf.s Versuchspflanzen durch verhängnisvolle Umstände ganz verloren sind, aber warum hat er die Reinkulturen der „Modifikationsbakterie“ nicht weitergezüchtet, um mit diesen aufs neue Infektionen an *Acer*-Pflanzen herzustellen? Und warum sind Verf.s beigegebene Abbildungen so außerordentlich primitiv? Einige Figuren erwecken den starken Eindruck, größtenteils mit Schablonen gezeichnet zu sein. Es wäre doch vor allem erwünscht und es hätte die Zuverlässigkeit der Ergebnisse nicht wenig verstärkt, wenn diese Abbildungen photographisch und nicht, wie es allen Anschein hat, mit Zeichnungsstift

angefertigt worden wären. Verf. stellt seine Schlußfolgerungen mit Fragezeichen auf; für den Leser, der die Untersuchungen nicht persönlich hat verfolgt, dürfen diese Fragezeichen in der ganzen Abhandlung verbreitet und wohl verdreifacht werden.

M. J. Sirks, Wageningen.

Honing, J. A., 1917. Een steriele dwergform van Deli-tabak, ontstaan als bastaard. (Eine sterile Zwergform des Deli-Tabaks, als Bastard entstanden). Bulletin Deli-proefstation, Medan, Sumatra, 10, 1917, 24 S., 3 Taf.

Bisweilen treten unter Kulturen des Deli-Tabaks Pflanzen auf, welche keine sitzenden Blätter, sondern langstielige haben: die Zahl derer beträgt wahrscheinlich nicht mehr als eine auf 100 oder 1000 Millionen von Pflanzen. Solche Pflanzen zeichnen sich außerdem aus durch den Besitz sogenannter „Wachstumsstreifen“ und zickzackförmiger Stengel, kleiner rautenförmiger Blätter, welche an der Unterseite Gewebewucherungen tragen (sog. Kroepoek) und eine Tropfspitze haben, bisweilen auch durch Nebenbildungen an der Blütenkrone. Eine solche Pflanze, welche im Jahre 1914 aufgefunden wurde, zeigte ihre Bastardnatur durch eine Nachkommenschaftsspaltung in drei Typen. Die Zahl der F_2 -Pflanzen, welche aus ihrem Samen gezüchtet werden konnte, war 2896, deren 704 ganz das normale Aussehen hatten, 1446 den Muttertypus zeigten, während 746 auffällige Zwergformen waren, welche eine Höhe von nur 30–40 cm erreichten, bisweilen eine längere Lebensdauer als die Bastardmutter und die normalen Pflanzen hatten, aber niemals zur Blüte kamen, also ohne Nachkommenschaft zu bilden, starben. Auch die Bastardpflanzen dieser F_2 -Generation (leider nennt Verf. die von ihm gezüchtete Generation, welche doch die Nachkommenschaft einer Bastardpflanze waren, „erste Generation“, so daß er von einer Spaltung in dieser ersten Generation reden kann) ergaben als F_3 -Generation 4655 Pflanzen, von welchen 1155 normale Pflanzen, 2392 Hybriden und 1108 Zwergformen waren. Rückkreuzungen zwischen normalen und Bastardpflanzen zeigten eine Spaltung 1:1; eine Aussaat von 860 Pflanzen, welche von fünf normalen Pflanzen stammten, ergab aber 855 normale, 2 Bastarde und 3 Zwerge. Wenn wir dieses letztere abweichende Ergebnis außer acht lassen, so verhielt sich die Aufspaltung, die sich auf mehrere Merkmale als Komplexerscheinung bezog, als eine ganz regelmäßige unifaktorielle Mendelspaltung. Von einer Dominanz eines der beiden Eltern kann nicht die Rede sein.

Eine zweite vom Verf. empfangene derartige Pflanze gab als Nachkommenschaft 555 nur normale Individuen, daneben aber eine große Menge leerer Samen, so daß in diesem Falle eine Mendelspaltung unerwiesen, aber nicht ganz unmöglich ist.

M. J. Sirks, Wageningen.

Mayer-Gmelin, H., 1918. Mededeelingen omtrent enkele kruisings-en veredelingsproefnemingen. (Mitteilungen über Kreuzungs- und Züchtungsversuche.) Cultura. XXX, S. 1–19.

Verf.s Arbeit enthält drei Mitteilungen über Bastardierungs- und Züchtungsversuche: 1. Über spontane Bastardierungen bei Bohnen; 2. Über spontane Bastardierungen beim Weizen und beim Spelt; 3. Über Roggenzüchtungsversuche und über die verschiedene Empfänglichkeit verschiedener Roggenpflanzen für Selbstbefruchtung.

Zur Weiterführung seiner früheren Mitteilungen über spontane Bohnenbastardierungen hat Verf. im Jahre 1916 viele Bohnenrassen nebeneinander angebaut in abwechselnden Reihen, was ihm erlaubte jedesmal zwei Pflanzen verschiedener Rassen unter einem Isolierhäuschen zusammenzunehmen. Zur gegenseitigen Bestäubung sind Hummeln in die Isolierkäfige hineingebracht worden, welche den Beobachtungen des Verf.s nach, auch im Freien die Bohnenpflanzen besuchen. In dieser Weise hat er 34 Kombinationen der verschiedenen benutzten Bohnenrassen herzustellen versucht, aber in keinem Fall wurde in der Ernte des folgenden Jahres ein Bastardierungserfolg beobachtet. In den frei abgeblühten Pflanzen desselben Jahres wurden wohl spontane Hybriden aufgefunden und zwar in 0—2,2% der ganzen Ernte. Die Ursachen des Fehlschlagens seiner Käfigversuche vermag Verf. nicht anzugeben; vielleicht liegen dieselben in der Tatsache, daß zwei Pflanzen unter einem Isolierhäuschen nur selten Blüten im selben Entwicklungsstadium tragen. Weitere Untersuchungen, auch mit anderen Insekten, sollen diese Ursachen aufhellen.

Spontane Bastardierung beim Weizen zeigt sich nicht nur, wenn man die Formen des gewöhnlichen Weizens nebeneinander baut, doch ebenso wenn man Spelt in ihrer Nähe züchtet. Die Verschiedenheit der Empfänglichkeit für Fremdbefruchtung verschiedener Weizenrassen, welche schon von Nilsson-Ehle beobachtet wurde, konnte vom Verf. bestätigt werden; daneben aber zeigte er, daß auch mit Spelt spontane Bastardierungen stattfinden, wenn man Weizen und Spelt dicht nebeneinander baut. (Maximum der Bastardierungen zwischen Weizenrassen 0,87%, zwischen Weizen und Spelt 0,43%.) Im allgemeinen weisen Verf.s Untersuchungen auf ein Vorherrschen der Selbstbefruchtung beim Weizen, aber auch auf eine gelegentlich auftretende Fremdbefruchtung, deren Erfolge sich besonders unter den Nachkommen der frühblühenden Rassen zeigen sollen.

Roggenzüchtungsversuche des Verf.s haben als wissenschaftliches Ergebnis eine weitgehende Verschiedenheit in der Selbstempfänglichkeit verschiedener Roggenpflanzen ergeben. Während einige einzeln isolierten Roggenpflanzen nur leere Ähren trugen, gaben andere eine mehrweniger ansehnliche Samenmenge (bis z. B. 40, 57, 42 Körner an der eingeschlossenen Ähre). Es ist also möglich eine konstant selbstbefruchtende Roggenrasse zu züchten, wie Giltay schon früher eine solche erhalten hat.

M. J. Sirks, Wageningen.

Tammes, T., 1918. De veredeling van het vlas in Nederland. (Flachs-züchtung in den Niederlanden.) Mededeel. Ver. wetenschapp. teelt. 9, 19 S.

Allgemeine Bemerkungen über vier Punkte führen den Leser in die Flachs-züchtung ein: über die bis jetzt in den flachsbauenden Ländern zur Kulturverbesserung getroffenen Maßnahmen, über die Verbesserungen in der technischen Bearbeitung der Ernte, über die zur Ausbreitung des Flachsbaues angewandten Propagandamittel und über die bisherigen Ergebnisse der Flachs-züchtung. Besonders diese letztgenannte Sache wird von der Verfasserin in ihrer Abhandlung eingehend besprochen; dennoch finden sich auch über die drei ersten ausführliche Mitteilungen. Das Resultat einer fortwährenden Propaganda seitens der Regierungen in den verschiedenen Ländern war nur sehr unbedeutend; der Flachsbrand war neben anderen Ursachen, wie die erneuerte Baumwolleneinfuhr nach Beendigung des Amerikanischen Bürgerkrieges (1865), für den Flachs-bau in vielen Gegenden (besonders in

der holländischen Provinz Groningen) verhängnisvoll. Die wissenschaftliche Züchtung des Flachses soll die hinuntergehende Flachszeit retten; ihre Untersuchungen sind also gerade in dieser Zeit besonders wertvoll. Große Schwierigkeiten treten uns aber in dieser Hinsicht entgegen; an erster Stelle die Tatsache, daß der Flachsbaum mit abnorm entwickelten, etiolierten Pflanzen arbeitet, welche Pflanzen durch ihre Schwäche in hohem Grade krankheitsempfindlich sind; Flachsbrand (sowie Flachsmüdigkeit?) sind sehr schädlich. Dem Flachsbrand gegenüber kann man mit zwei Methoden arbeiten: Bekämpfungsmittel, deren keines praktisch anwendbar ist, und Züchtung immuner Rassen, wie Verfasserin eine solche besitzt, welche aber für die Praxis zu kurze und zu dicke Stengel hat. Daneben tritt die sogenannte Degenerationserscheinung auf; wird während einiger Jahre hintereinander selbstgewonnener Samen zur Zucht benutzt, so wird die Ernte fortwährend ungünstiger. Russischer Samen soll jedesmal aufs neue eingeführt werden, wenn man dieser Degeneration entgegen arbeiten will. Die russischen Samenmengen sind aber stets Populationen, aus welchen sich Pflanzen mit sehr auseinandergehenden erblichen Verschiedenheiten isolieren lassen. Ein solches Flachsfeld ist aber gar nicht gleichmäßig, während für die Weiterbearbeitung Gleichmäßigkeit der Ernte sehr wichtig ist. Die Degeneration ist, wenigstens zum großen Teile, aus einer natürlichen, unbewußten aber schädlichen Selektion der kräftigen, stark verzweigten Pflanzen erklärlich.

Die Erscheinung des Auftretens blaublühender Pflanzen in weißblühenden Rassen ist der Anwesenheit verschiedengenotypisch veranlagter, aber dennoch weißblühender Pflanzen zuzuschreiben; Kreuzung zweier weißen Pflanzen kann eine Generation blaublühender Pflanzen ergeben. Es ist aber möglich reine Linien zu züchten, deren Nachkommen niemals blaublühende Pflanzen enthalten.

Diesen Zuchtschwierigkeiten gegenüber soll Selektion Auskunft geben. Verfasserin führt die bisherigen Zuchtversuche an, um schließlich die Richtlinien zu zeigen, welche uns neuere, bessere Flachsrasen liefern sollen. Neben Selektion läßt sich vielleicht auch Bastardierung anwenden zur Erwerbung von Rassen, welche günstige Eigenschaften aus verschiedenen reinen Linien in sich vereinigen sollen.

M. J. Sirks, Wageningen.

Herwerden, M. A. van, 1919. De terugkeer van een sedert zeven jaar verdwenen kenmerk in een cultuur van *Daphnia pulex*. (Die Rückkehr eines seit sieben Jahren verschwundenen Merkmals in einer Kultur von *Daphnia pulex*.) Genetica, I, S. 321—322, 1919.

In einer Kultur von *Daphnia pulex*, welche seit neun Jahren im Laboratorium gezüchtet wurde, wurden anfangs bei einigen der parthenogenetisch entstandenen jungen Daphnien 1 oder 2 (bisweilen 3) kleine Zähnnchen aus Chitin beobachtet an der Dorsalseite in der Herzgegend (sog. Nackenzähnnchen), welche nach der ersten Häutung verschwanden. Zuletzt wurde die Erscheinung im Jahre 1911 wahrgenommen, seitdem ließen sich aber in den Kulturen der Verf. keine Chitinzähnnchen mehr beobachten, bis im Jahre 1918 in einer der Kulturen ganz unerwartet ein kleines Chitinzähnnchen auftrat, welches nach der Ekdysis wieder verschwand. Diese *Daphnia* bildete zwei Brüte ohne Chitinzähnnchen, schritt danach selber zur Ephippiumbildung und starb nach dem Ablegen zweier leerer Ephippien. Auch die weiblichen Jungen aus diesen Brüten bildeten Ephippien und starben ohne weitere Nachkommenschaften.

Die Ursache des unerwarteten Auftretens eines Chitinzähnhens ist unbekannt; die Wiedererscheinung zeigt aber, daß mit ihrem Verschwinden seit sieben Jahren aus dem Phänotypus der Daphnien eine genotypische Änderung nicht korrespondiert; genotypisch ist also nichts geändert.

M. J. Sirks, Wageningen.

Reimers, J. H. W. Th., 1918. De studie der afstammingen, der bloedlynen en de karakteristiek van onze rundveerassen. (Das Studium der Abstammungen, der Blutlinien und die Charakteristik unserer Viehrassen.) *Cultura*, XXX, S. 328—353, 10 Tabellen.

Die Arbeit, welche sich sehr schwer resümieren läßt, enthält eine eingehende Auseinandersetzung der Arbeitsweise, welche uns Einblick in die Bedeutung der Abstammung und der Blutlinien geben soll, um die verschiedenen Familien, aus welchen unsere Viehrassen zusammengesetzt sind, zu charakterisieren. Verf. beleuchtet das von ihm angegebene Verfahren an einigen Beispielen: die Eigenschaften, welche in den Beurteilungssystemen mit Punkten gewürdigt werden, das Maß der verschiedenen Körperteile, die Milchproduktion und Fettgehalt der Milch; er studiert bezüglich dieser Eigenschaften drei bekannte Zuchtstiere, welche in der Provinz Friesland eine große Rolle in der Viehzucht spielen. M. J. Sirks, Wageningen.

Tjebbes, K. und Kooiman, H. N., 1919. Erfelykheidsonderzoekingen by boonen. (Vererbungsversuche an Bohnenpflanzen.) *Genetica*, I, S. 323—346, S. 1919.

Eine künstliche Bastardierung zweier Varietäten von *Phaseolus vulgaris*, und zwar der niedrigen rotscheckigen Prager Zuckerbohne (Haricot de Prague marbré nain) mit purpurgestreiften auf Chamoisgrunde Samen und einer gewöhnlichen hellbraunen Buschbohne, wie diese überall in Holland gezüchtet wird, hat folgende Ergebnisse geliefert: Die F_1 -Pflanze hatte grüne violettgestreifte Schoten, braunmarmorierte und zugleich violettgesteifte Samen. Die daraus gezüchtete F_2 -Generation umfaßte 91 Pflanzen, von welchen 22 grünschotig waren ohne violette Flecke. Diese 22 Pflanzen bildeten nur ganzfarbige braune Samen, während die übrigen 69 Pflanzen violettgestreifte Schoten hatten; 27 derselben hatten Samen wie die rotscheckige Prager Zuckerbohne (Farbe und Geschmack); die 42 anderen bildeten Samen wie die F_1 -Pflanze getragen hatte. Diese Ergebnisse weisen auf eine monohybride Mendelspaltung. Um die beobachteten Erscheinungen zu erklären, stellen Verff. die Hypothese auf, daß die beiden Rassen den Grundfaktor für Pigmentbildung und daneben einen Faktor, welcher eine braune Farbe in dem Lumen der Epidermiszellen bildet, gemeinsam haben. Außerdem hat die Prager Zuckerbohne eine erbliche Anlage, welche die Entwicklung der braunen Farbe zu einigen fleckförmigen Gebieten beschränkt, welche Flecke ineinander übergehen, so daß eine Streifenzeichnung entsteht. Dieselbe Anlage bildet die braune Farbe in eine violette um. Auch wird von ihr süßerer Geschmack der reifen Samen und die Anwesenheit violetter Flecken auf den Schoten verursacht. Letztgenanntes Merkmal kommt auch in Erscheinung, wenn die Anlage (von den Verff. S genannt) heterozygotisch anwesend ist; die Samen der heterozygotischen Pflanzen sind violettgestreift, weniger als in den Pragerbohnen, und zugleich hellbraun marmoriert auf Chamoisgrund.

Als zweite Mitteilung enthält die Arbeit die Beschreibung eines spontanen Hybriden, entstanden aus der gewöhnlichen braunsamigen Rasse als Mutter und einem unbekannten Vater. Die Samen der F_1 -Pflanze waren blauschwarz marmoriert auf Chamoisgrund und haben 73 Pflanzen ergeben zu sechs phänotypischen Gruppen gehörend. Die Züchtung der dritten Generation hat den Verff. die Bedeutung dieser Gruppen und ihre genotypische Struktur klargelegt. Aus den Ergebnissen der Bastardspaltung geht sofort hervor, daß den beiden Elternrassen der fundamentale Pigmentfaktor, sowie der Braunfärbungsfaktor gemeinsam waren. Außerdem gab es (vermutlich in dem unbekannten Vater) einen Faktor Z, welcher die braune Farbe zu Blauschwarz umbildet, und einen Faktor V, welcher Marmorierung und Farbenschwächung hervorruft. Dieser Faktor V würde allem Anschein nach keine verteilende, sondern eine korrosive Wirkung auf das Pigment ausüben. Die sechs Klassen der F_2 sind demnach:

1. ZZVV und ZzVV. Grund chamois, blauviolett marmoriert in zwei Intensitäten.
2. ZZVv und ZzVv. Wie die spontan entstandene F_1 -Generation.
3. ZZvv und Zzvv. Schwarz (oder sehr tief blau).
4. zzVV. Grund chamois, lilarosa marmoriert.
5. zzVv. Grund chamois, braun marmoriert.
6. zzzv. Tiefbraun.

Die Spaltung scheint eine dihybride zu sein. Mikroskopische Untersuchungen, sowie Behandlung der Samenepidermis mit kochendem Wasser, haben ergeben, daß die Wirkung des Faktors V mit derjenigen eines Korrosivstoffs verglichen werden darf, und daß die Beziehungen zwischen Pigment und Korrosivstoff die Farbe des Ganzen bedingt. Wenn dem so sei, dann sollen im System: Pigment-Korrosivstoff bestimmte Beziehungen vorherrschen, damit die Anwesenheit der verschiedenen distinkten Farben erklärlich sei.

M. J. Sirks, Wageningen.

Stieve, Dr. H. Über Hyperphalangie des Daumens. Anatomischer Anzeiger 48. Bd., Nr. 21/22, 1916.

Verf. beschreibt einen Fall von doppelseitiger Hyperphalangie des Daumens, bei dem keine Erblichkeit nachzuweisen war. Da diese Anomalie aber oft erblich auftritt, und da sie trotzdem in der vererbungsbiologischen Literatur bisher meist übergangen wurde, stellt Verf. die bisher bekannt gewordenen Fälle von Vererbung der *Hyperphalangia pollicis* zusammen. Es zeigt sich dabei, daß diese Anomalie in recht verschiedenen Formen auftritt, daß sie recht unregelmäßig vererbt wird, und daß sie auch bei den Mitgliedern einer und derselben Familie sehr verschiedene Ausbildungsgrade zeigt. In solchen Fällen, wo die Hyperphalangie des Daumens mit wesentlichen anderen Mißbildungen der Hände verbunden war, besonders mit Hexadaktylie oder mit Doppeldauenbildungen, scheint Vererbung überhaupt sehr selten nachweisbar zu sein (bisher drei Fälle). Alle sicheren Fälle von vererbter *Hyperphalangia pollicis* traten symmetrisch an beiden Seiten auf; bei einseitiger Hyperphalangie des Daumens ist noch niemals Vererbung mit Sicherheit nachgewiesen worden.

Siemens.



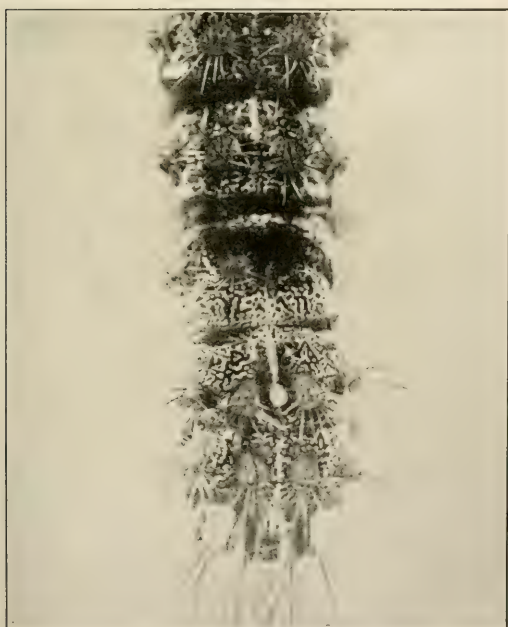
1



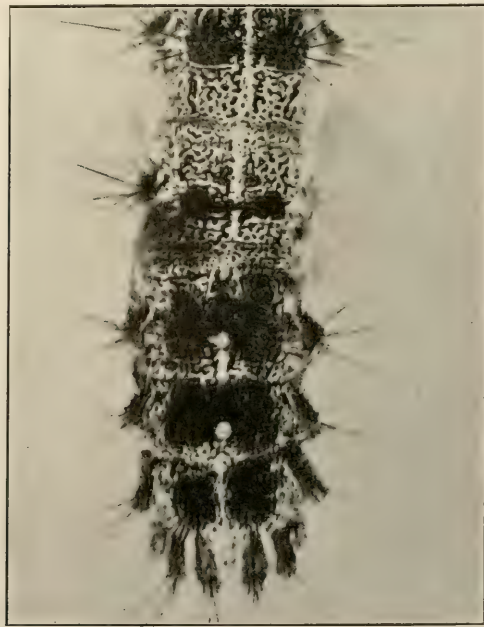
2



3



4

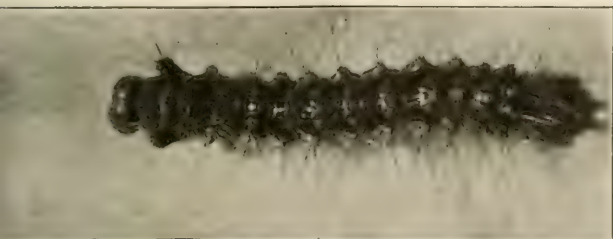
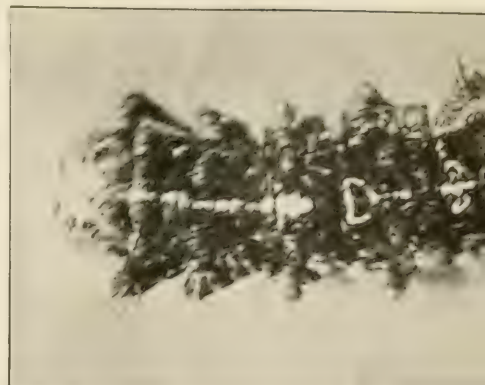


5

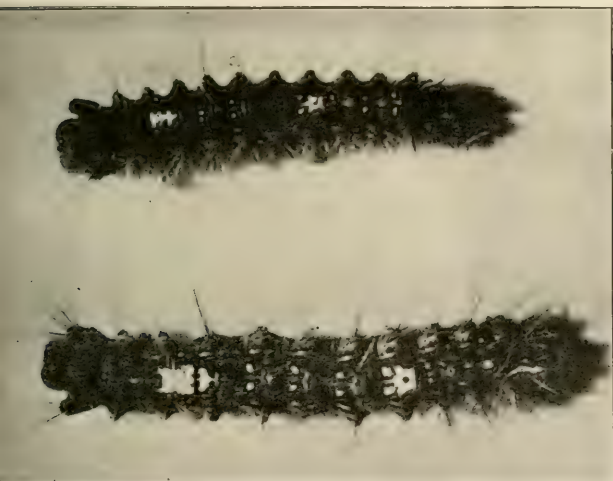




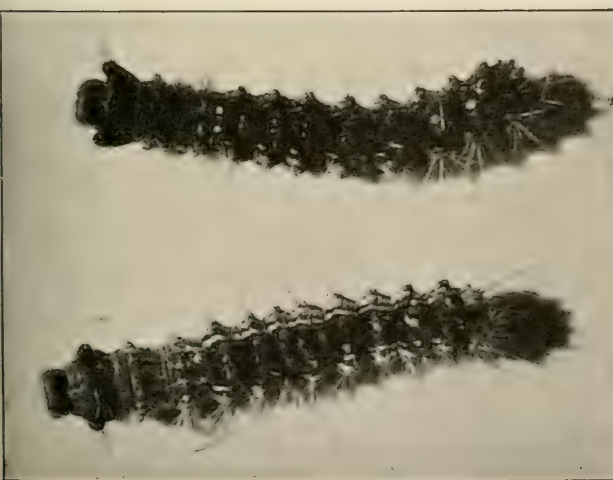
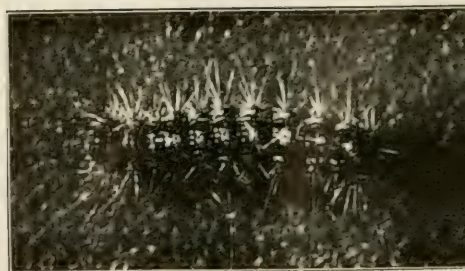
11



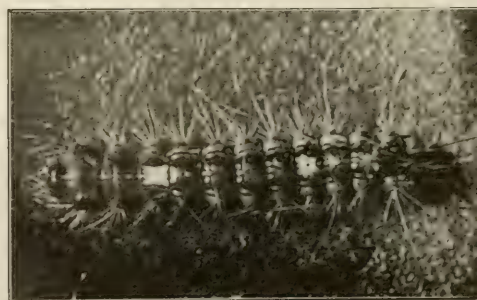
10



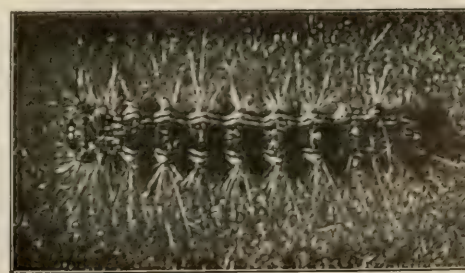
9



8



7



6

Abhandlungen

zur

theoretischen Biologie

herausgegeben von

Dr. Julius Schaxel, Professor an der Universität Jena

- Heft 1: Über die Darstellung allgemeiner Biologie von Prof. Dr. Julius Schaxel. Geheftet 4 Mk. 40 Pfg.
- .. 2: Das Problem der historischen Biologie von Prof. Dr. Richard Kroner. Geheftet 3 Mk. 50 Pfg.
- .. 3: Der Begriff der organischen Form von Prof. Dr. Hans Driesch. Geheftet 5 Mk. 60 Pfg.
- .. 4: Die Gastpflege der Ameisen in ihrer Beziehung zum Nahrungsaustausch und zur fremddienlichen Zweckmäßigkeit von Erich Wasmann S. J. *Unter der Presse*

Die theoretische Wissenschaft stellt die Erscheinungen in einheitlichem Zusammenhange unter Gesetzen dar. Im Gefüge der Begriffe werden die Ergebnisse planmäßiger Forschung geordnet und die allgemeine Lehre schildert das gesetzmäßige Verhalten, das allen Gegenständen des Wissensgebietes gemeinsam ist.

Die gegenwärtige Biologie ist in ihrer Gesamtheit von solcher Leistung weit entfernt. Ihre Stellung zu den übrigen Naturwissenschaften ist unsicher, und ihre innere Durchbildung ermangelt der grundsätzlichen Folgerichtigkeit. Weder über den Gegenstand noch über das Verfahren herrscht Klarheit und Einigkeit.

Die unbefriedigende Vieldeutigkeit des biologischen Theoretisierens wird nur durch umfassende und eindringende Bearbeitung der Sach- und Lehrgebiete der gesicherten Erkenntnis näher gerückt werden, eine Aufgabe, die das Zusammenwirken aller an der Wissenschaft Beteiligten erfordert. Den an zerstreuten Orten in dieser Hinsicht sich regenden Bemühungen wollen die „Abhandlungen“ eine Sammelstätte bieten, die dem Biologen wie dem Philosophen gleichermaßen zugänglich ist. Eine große Zahl von hervorragenden Gelehrten hat sich bereits zur Mitarbeit verpflichtet.

Die „Abhandlungen“ erscheinen in zwanglosen Heften von wechselndem Umfang.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXII Heft 1

Abhandlung

	Seite
Klatt, Berthold, Keimdrüsentransplantationen beim Schwammspinner. Ein experimenteller Beitrag zur Frage der Vererbbarkeit erwor- bener Eigenschaften. (Mit zwei Tafeln)	1

Kleinere Mitteilungen

Semon, Richard †, Über das Schlagwort „Lamarckismus“	51
--	----

Referate

Cockayne, E. A., „Gynandromorphism“ and kindred problems (Krüger)	55
Herwerden, M. A. van, 1919, De terugkeer van een sedert zeven jaar verdwenen kenmerk in een cultuur van <i>Daphnia pulex</i> . (Die Rückkehr eines seit sieben Jahren verschwundenen Merk- mals in einer Kultur von <i>Daphnia pulex</i> .) (Sirks)	62
Honing, J. A., 1917, Een steriele dwergform van Deli-tabak, ontstaan als bastaard. (Eine sterile Zwergform des Deli-Tabaks, als Bastard entstanden.) (Sirks)	60
Mayer-Gmelin, H., 1918, Mededeelingen omtrent enkele kruisings- en veredelingsproefnemingen. (Mitteilungen über Kreuzungs- und Züchtungsversuche.) (Sirks)	60
Reimers, J. H. W. Th., 1918, De studie der afstammingen, der bloedlynen en de karakteristiek van onze rundveerassen. (Das Studium der Abstammungen, der Blutlinien und die Charak- teristik unserer Viehrassen.) (Sirks)	63
Steche, O., Grundriß der Zoologie (Klatt)	53
Stieve, H., Über experimentell, durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haus- huhnes (<i>Gallus domesticus</i>) (Klatt)	57
Stieve, Dr. H., Über Hyperphalangie des Daumens (Siemens)	64
Tammes, T., 1918, De veredeling van het vlas in Nederland. (Flachs- züchtung in den Niederlanden.) (Sirks)	61
Tjebbes, K. und Kooiman, H. N., 1919, Erfelykheidsonderzoekingen by boonen. (Vererbungsversuche an Bohnenpflanzen.) (Sirks)	63
Wolk, P. C. v. d., 1919, Onderzoekingen over blyvende modificaties en hun betrekking tot mutaties. (Untersuchungen über Dauer- modifikationen und ihre Beziehungen zu Mutationen.) (Sirks)	58

BAND XXII HEFT 2

JANUAR 1920

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (POTSDAM), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE).

G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (POTSDAM)

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1920

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden. Der Preis des im Erscheinen begriffenen Bandes beträgt 40 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

Prof. Dr. E. Baur, Potsdam, Sedanstraße 7

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,
Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

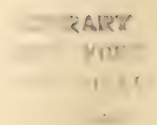
Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 30 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 8 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 15 Mk. für den Band bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.



Über Variabilität und Erbllichkeit.

Von C. van Wisselingh.

(Eingegangen am 1. Mai 1919.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	65
Beschreibung des Geschlechts Spirogyra	66
Material	69
Die Bedeutung niederer Organismen für das Studium der Variabilität und Erbllichkeit	71
Die Formen der Variabilität	73
Durch äußere Lebensbedingungen verursachte Modifikationen	77
Durch innere Faktoren verursachte Modifikationen	80
Durch äußere Reize verursachte Modifikationen	89
Eine Abweichung aus unbekannter Ursache bei den Chromatophoren	96
Der Kern und die Karyokinese bei Spirogyra	96
Variationen bei den Nukleolen	100
Die Riesenformen unter den Spirogyren	102
Über die Frage, ob die Riesenformen Mutationen sind	109
Die Riesenformen bei höheren Pflanzen	110
Die Ansichten über die Entstehung der Riesenformen bei höheren Pflanzen . . .	113
Die Bedeutung der Riesenformen bei Spirogyra für die Lehre der Erbllichkeit und Variabilität	116
Über die Frage, ob beim Entstehen von Riesenformen neue Gene auftreten . . .	120
Über die Frage, ob der Kern der Träger der erblichen Merkmale ist	122
Das lebende Protoplasma	123

Einleitung.

Zwecks Lösung verschiedener biologischer Probleme habe ich viele Jahre lang Spirogyren kultiviert und untersucht. Diese Probleme betrafen das Wachstum der Zellwand, die Kern- und Zellteilung, das Schicksal der mehrkernigen, kernlosen und chromatophorenfreen Zellen,

die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes und viele andere Gegenstände. Obschon ich nie zum Zweck, die Variabilität und Erbllichkeit zu studieren, Untersuchungen anstellte, machte ich doch oft Beobachtungen, die meiner Meinung nach für dieses Studium von Wichtigkeit waren. In meinen Publikationen habe ich jedoch die Forscher niemals darauf aufmerksam gemacht.

Was für meine Publikationen gilt, gilt auch einigermaßen für die des russischen Botanikers Gerassimoff. Dieser Forscher hat viele Abhandlungen über Spirogyren veröffentlicht. Einige seiner Untersuchungen und Versuche sind für das Studium der Erbllichkeit sehr wichtig und doch hat Gerassimoff dies nicht besonders hervorgehoben. Zweck seiner Untersuchungen war vor allem, verschiedene physiologische Probleme zu lösen.

Die Forscher, welche die Variabilität und Erbllichkeit studierten, haben die Resultate Gerassimoffs wenig beachtet. Beim Nachschlagen der Literatur über die Variabilität und Erbllichkeit entdeckte ich, daß seine Versuche nur in wenigen Fällen erwähnt wurden. Nur bisweilen finden sich beiläufig einige Betrachtungen über die von ihm erhaltenen Resultate. Diese Betrachtungen sind aber, wie sich mir gezeigt hat, nicht immer zutreffend.

Schon lange hielt ich es für lohnend, Gerassimoffs Versuche und meine eigenen im Zusammenhang mit der Lehre der Variabilität und Erbllichkeit zu behandeln. Diese Erwägung hat die vorliegende Publikation veranlaßt.

Beschreibung des Geschlechts Spirogyra.

Bevor ich zur Behandlung des eigentlichen Gegenstandes schreite, möchte ich eine kurze Beschreibung des Geschlechts Spirogyra geben (siehe Fig. 1). Spirogyra gehört zu den Fadenalgen. Sie bildet lange unverzweigte Fäden, die sehr gleichmäßig dick sind. Die Fäden sind aus Zellen, welche einander sehr ähnlich sind, zusammengesetzt. Die Zellen liegen in den Fäden hintereinander, niemals nebeneinander. Die Fäden sind deshalb eine Zelle dick. Die Zellen sind zylinderförmig und durch Querwände voneinander getrennt. Bei einigen dünnen Spezies kommen auf den Querwänden ring- oder zylinderförmige Leisten vor. Die Dicke der Fäden und die Länge der Zellen sind bei den verschiedenen Spezies verschieden. Während bei normaler Entwicklung die Dicke der Zellen bei einer und derselben Spezies wenig Verschieden-

heit zeigt, ist die Länge der Zellen einer großen Variation unterworfen. An den Enden der Fäden sind die Zellen abgerundet.

Der Zellinhalt besteht aus den folgenden drei Hauptbestandteilen: Erstens aus dem Kern oder Nukleus, der kugelförmig oder platt ist und sich in der Mitte der Zelle befindet. Am Kern kann man die folgenden Bestandteile unterscheiden: die Kernwand, das Kerngerüst, den Kernsaft und ein oder zwei Kernkörperchen oder Nukleolen. Nachher werde ich ausführlicher den Kern behandeln. Zweitens aus dem Zytoplasma, das an der Längswand, an den Querwänden und um den Kern ein Schichtchen bildet. Das Zytoplasma um den Kern ist mit dem Plasma, das sich an der Längswand befindet, durch verzweigte Zytoplasmafäden, die sogenannten Aufhängefäden, verbunden. Das Zytoplasma, das an der Wand langsam fortfließt, hat eine alveolare Struktur¹⁾.

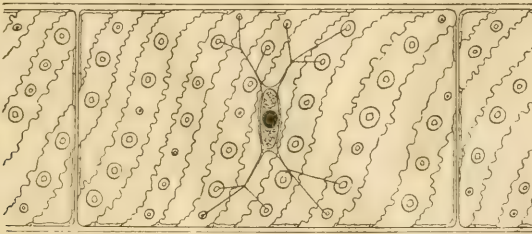


Fig. 1. Spirogyrazelle (*Spirogyra maxima*).

Drittens aus den Chromatophoren, die in dem Zytoplasma liegen, das sich an der Längswand befindet. Diese sind dunkel- oder hellgrüne, spiralförmige Bänder, in denen Stärkeherde mit zentrischen Eiweißkörpern und bisweilen auch einzelne Stärkekörner vorkommen. Die Zahl der Chromatophoren ist bei den verschiedenen Spezies verschieden. Der übrige Raum in der Zelle wird von dem Zellsaft oder der großen Vakuole eingenommen. Sowohl im Zytoplasma wie im Zellsaft kann man Körnchen, die sich bewegen, Mikrosomen, unterscheiden.

Die Spirogyrazellen vermehren sich hauptsächlich auf zweifache Weise, durch Teilung und durch Kopulation oder Konjugation. Wenn eine Spirogyrazelle sich teilt (Fig. 2), entstehen durch die Bildung einer neuen Querwand zwei Tochterzellen. Der Zellinhalt wird über die beiden Tochterzellen verteilt, nachdem der Kern auf karyokinetische Weise zwei Tochterkerne erzeugt hat.

¹⁾ C. van Wisselingh, Zur Physiologie der Spirogyrazelle. Beihefte zum Botan. Centralblatt, Bd. XXIV (1908), Abt. I, S. 191 u. f.

Die Kopulation (Fig. 3) findet bei fast allen Spirogyren auf folgende Weise statt. Die Fäden legen sich aneinander. Jede Zelle bildet eine Ausstülpung, welche mit einer Ausstülpung einer Zelle eines anderen Fadens verwächst. Durch Auflösung eines Teils der Zellwand entsteht zwischen beiden Zellen ein Kanal. Durch diesen Kanal fließt der Inhalt der einen Zelle ab und vereinigt sich danach mit dem Inhalt der andern Zelle. Der zusammengezogene Inhalt beider Zellen umgibt sich mit einer dicken Wand. Auf diese Weise entstehen die Zygoten oder Zygosporien in den Spirogyrafäden. Die Kerne beider Protoplasten vereinigen sich und bilden einen großen Kern. Dieser Kern teilt sich und erzeugt zwei Tochterkerne, die sich auch teilen. Demzufolge enthält eine Zygote vier Kerne. Was weiter stattfindet, darüber gehen die Ansichten der Forscher¹⁾ auseinander. Nach Tröndle gehen von den

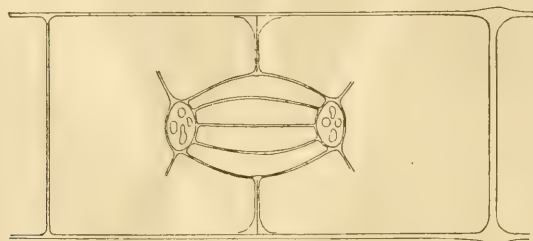


Fig. 2. Spirogyrazelle. Querwandbildung, Kernspindel, Tochterkerne mit mehreren Massen Nukleolensubstanz (*Spirogyra maxima*).

vier Kernen drei zugrunde. Wenn die Zygoten später keimen, enthält jede von ihnen nur einen Kern. Die Spirogyrafäden, welche sie erzeugen, sind den Fäden, in denen die Zygoten entstanden sind, völlig ähnlich. Sehr sorgfältige Untersuchungen müssen ohne Zweifel noch angestellt werden, um bis in alle Einzelheiten festzustellen, was mit den Kernen in den Zygoten geschieht.

Bisweilen kann man konstatieren, daß bei der Kopulation der Inhalt von drei Zellen sich vereinigt. Manchmal findet Sporenbildung statt, ohne daß eine Kopulation vorangegangen ist. Der Zellinhalt zieht

¹⁾ W. Chmielewsky, Materialien zur Morphologie und Physiologie des Geschlechtsprozesses bei Thallophyten. Charkow, 1890.

G. Karsten, Die Entwicklung der Zygoten von *Spirogyra jugalis* Ktzig. Flora, 99. Bd. (1909), S. 1.

A. Tröndle, Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Botanik, 3. Jahrg. (1911), S. 593.

sich zusammen und umgibt sich mit einer Wand, welche mit der der Zygoten übereinstimmt. Auch diese Sporen können keimen.

Bei einigen Spirogyren kopulieren zwei nebeneinander liegende Zellen miteinander. Diese bilden Seitenauswüchse, welche einander berühren; durch Auflösung eines Teils der Wand entsteht eine Verbindung zwischen den beiden Zellen; ihr Zellinhalt vereinigt sich, wonach sich eine Zygote bildet.

Material.

Die von mir untersuchten Spirogyren waren sehr verschieden. Hier folgt eine Angabe ihrer Namen, Fundorte und Dicke: *Spirogyra crassa* Kütz., Utrecht, 120 bis 150 μ ; *Spirogyra maxima* (Hass.) Wittr., Groningen, 142 bis 151 μ ; *Spirogyra triformis* n. sp., Steenwijk, 105 bis 135 μ ;

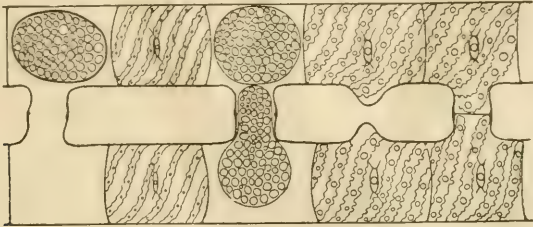


Fig. 3. Kopulation (*Spirogyra maxima*).

Spirogyra setiformis (Roth.) Kg., Steenwijk, 95 bis 128 μ ; *Spirogyra condensata* (Vauch.) Kütz., Groningen, 38 bis 53 μ ; *Spirogyra dubia* Kütz., Birmingham (England), 41 bis 43 μ ; *Spirogyra quadrata* (Hass.) Petit, 21 bis 36 μ .

Im Zusammenhang mit den obenerwähnten Namen der Spezies möchte ich über das Bestimmen von Spirogyraarten einige Bemerkungen machen. Das erste Spirogyramaterial, das ich studierte, hatte ich unter dem Namen *Spirogyra crassa* empfangen¹⁾. Es war bei Utrecht gefunden und bestand aus dicken Fäden. Bei diesem Material traf ich zwei sehr verschiedene Karyokineseformen an. Später untersuchte ich dicke Spirogyrafäden, welche ich bei Steenwijk gefunden hatte²⁾. Die Unterschiede, welche letztere Fäden untereinander zeigten, waren nicht bedeutend,

¹⁾ C. van Wisselingh, Über den Nucleolus von Spirogyra. Bot. Zeitung, 56. Jahrg., (1898), 1. Abt., S. 195.

²⁾ C. van Wisselingh, Über Kernteilung bei Spirogyra. Flora, 87. Bd. (1900), S. 355.

zumal wenn man berücksichtigt, daß Spirogyrafäden unter verschiedenen Bedingungen ihr Aussehen manchmal bedeutend modifizieren können.

Wie bei den unter dem Namen *Spirogyra crassa* empfangenen Fäden, meinte ich es auch hier mit den Fäden einer und derselben Spezies zu tun zu haben. Weil ich diese nicht mit einer der schon beschriebenen Spezies identifizieren konnte, habe ich ihr einen neuen Namen gegeben. Ich nannte sie *Spirogyra triformis*, weil ich dreierlei Karyokineseform unterscheiden konnte. Allmählich sind mir Zweifel aufgestiegen, ob ich es auch mit einer einzigen Spezies zu tun hatte und ob seinerzeit das Material, das ich unter dem Namen *Spirogyra crassa* empfangen hatte, auch von einer einzigen Spezies herrührte. Ich finde es nämlich unwahrscheinlich, daß bei einer und derselben Spezies sich so große Verschiedenheiten bei der Karyokinese zeigen sollten, wie ich bei dem von mir untersuchten Material beobachten konnte. Wenn ich in der Folge die Namen *Spirogyra crassa* und *Spirogyra triformis* benutze, so dient dies nur zur Andeutung des untersuchten Materials.

Die Karyokinese studierte ich bei *Spirogyra crassa*, *triformis*, *setiformis*, *condensata* und *dubia*. Die bei den beiden letztgenannten Spezies erhaltenen Resultate müssen noch publiziert werden. Was die Identifikation dieser beiden Spezies betrifft, so bemerke ich, daß das von mir untersuchte Material am meisten den Beschreibungen, die für die beiden Spezies in den Handbüchern gegeben worden sind, entsprach, daß aber die Übereinstimmung nicht in jeder Hinsicht vollkommen war.

Die Bestimmung von Spirogyren ist oft eine unsichere Arbeit. Oft ist man im Zweifel, welche Spezies man in Händen hat, weil völlige Übereinstimmung mit einer der schon beschriebenen fehlt. Oft sieht man denn auch einen Namen erwähnt mit der Hinzufügung „wahrscheinlich“ oder den Namen derjenigen Spezies angegeben, die am meisten mit der untersuchten Spezies übereinstimmt, oder es ist überhaupt kein Namen genannt. Meunier¹⁾, der viele Spezies untersuchte, gibt Abbildungen und Nummern, nennt aber keine Namen.

Die Merkmale, welche man beim Bestimmen von Spirogyren beachtet, sind größtenteils wenig konstant. Das ist z. B. der Fall mit der Länge der Zellen, welche bei einer und derselben Spezies sehr verschieden sein kann, was von den äußeren Bedingungen abhängig ist. Dasselbe gilt von der Intensität der Farbe der Chromatophoren. Die Dicke der Spirogyrafäden ist der Veränderung nur wenig unterworfen.

¹⁾ A. Meunier, Le nucléole des Spirogyra. La Cellule, vol. III, p. 333.

Auch der Kern und die Karyokineseform erfahren nicht leicht eine bedeutende Abänderung. Die Karyokineseform aber beachtet man beim Bestimmen von Spirogyren überhaupt nicht.

Die Bedeutung niederer Organismen für das Studium der Variabilität und Erbllichkeit.

Während man die Frage der Variabilität und Erbllichkeit auf botanischem und zoologischem Gebiet immer eifriger und umfassender studierte, ließ man sie bis vor ungefähr fünfzehn Jahren bei den Mikroben nahezu ruhen. In den letzten Jahren aber hat sich dies völlig geändert. Die Publikationen von Hansen¹⁾ (1905, 1907), Massini²⁾ (1907), Jennings³⁾ (1908), Ehrlich⁴⁾ (1909), Wolf⁵⁾ (1909), Beijerinck⁶⁾ (1912, 1914), Müller⁷⁾ (1912), Schiemann⁸⁾ (1912), Jollos⁹⁾ (1913, 1914), Burgeff¹⁰⁾ (1915) und andern Forscher über Bakterien, Hefe,

¹⁾ E. C. Hansen, Oberhefe und Unterhefe, Studien über Variation und Erbllichkeit, I. II. Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde usw. II. Abt. 15 (1905) und 18 (1907).

²⁾ R. Massini, Über einen in biologischer Beziehung interessanten Kolistamm (*Bacterium coli mutabile*). Arch. f. Hygiene, 61. Bd. (1907), S. 250.

³⁾ H. S. Jennings, Heredity, Variation and Evolution in Protozoa, II. Proceedings of the Americ. Philosoph. Soc. 47, No. 190 (1908).

⁴⁾ P. Ehrlich, Über die neuesten Ergebnisse auf dem Gebiete der Trypanosomenforschung. Beihefte für Schiffs- und Tropenhygiene, 6 (1909), S. 321.

⁵⁾ F. Wolf, Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen von *Bacillus prodigiosus* und anderen Schizophyten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., II. Bd. (1909), S. 90.

⁶⁾ M. W. Beijerinck, Mutation bei Mikroben. Folia microbiol. 1. Jahrg. (1912), S. 4. Over het nitraatferment en over physiologische soortvorming. Versl. Koninkl. Akad. van Wetensch. Amsterdam, D. XXII (1914), S. 1163.

⁷⁾ R. Müller, Bakterienmutationen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., VIII. Bd. (1912), S. 305.

⁸⁾ Elisabeth Schiemann, Mutationen bei *Aspergillus niger* van Tieghem. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., VIII. Bd. (1912), S. 1.

⁹⁾ V. Jollos, Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biolog. Centralbl., XXXIII. Bd. (1913), S. 222. Über die Bedeutung der Konjugation bei Infusorien. Archiv f. Protistenkunde, 30. Bd. (1913), S. 328. Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., XII. Bd. (1914), S. 14—35.

¹⁰⁾ H. Burgeff, Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze. I. Flora N. F. 7. Bd. (1915), S. 259. II. A. a. O. N. F. 8. Bd. (1915), S. 353.

Fungi und Protozoen haben gezeigt, daß auch die niederen Organismen für das Studium der Variabilität und Erbllichkeit wichtig sind.

Algen, wie *Spirogyra*, sind beim Studium der Variabilität und Erbllichkeit noch wenig beachtet worden. Ich glaube, daß das Studium derartiger Objekte ebenfalls zu wichtigen Resultaten führen kann. Wie bekannt, ist *Spirogyra* für verschiedene Untersuchungen ein ausgezeichnetes Objekt. An Stückchen der Fäden kann man die lebenden *Spirogyra*-zellen unter dem Mikroskop leicht zu wiederholten Malen studieren, ohne ihnen zu schaden, was man mit den Zellen höherer Pflanzen im allgemeinen nicht tun kann. Mit Stückchen *Spirogyra*-fäden kann man leicht hantieren, und demzufolge kann man die Entwicklung und Vermehrung bestimmter Zellen leicht beobachten, was bei kleinen Objekten, wie Bakterien, sehr schwer oder ganz unmöglich ist. Verschiedene Prozesse, wie die Kern- und Zellteilung, kann man zu einem bedeutenden Teil an den lebenden *Spirogyren* studieren, während man sich bei höheren Pflanzen im allgemeinen auf das Studium von Durchschnitten beschränken muß. Für das Studium der Abweichungen bei der Kern- und Zellteilung und der abnormalen Zellen, welche demzufolge entstehen, ist dies von großer Bedeutung. Von Anfang an kann man bei *Spirogyra* beobachten, auf welche Weise eine Abweichung entsteht, was man bei höheren Pflanzen niemals beobachtet hat. Die Abweichungen bei höheren Pflanzen haben zum Aufstellen verschiedener Hypothesen über ihre Entstehung geführt. Den Wert dieser Hypothesen haben die Forscher ausführlich diskutiert, aber zu übereinstimmenden Ansichten sind sie nicht gekommen.

Die Vereinigung der *Spirogyra*-zellen zu Fäden erleichtert das Studium, denn ihre Nachkommen bleiben dadurch beieinander. Obschon die Zellen miteinander verbunden sind, vegetieren sie übrigens doch sehr unabhängig voneinander. Wenn man einen *Spirogyra*-faden in kleine Stückchen zerteilt, wachsen die Stückchen weiter und können lange Fäden werden. Die Protoplasten der verschiedenen Zellen sind nicht in Kontakt miteinander. Plasmaverbindungen hat man in den Querwänden nicht gefunden. Auch vergleichende Untersuchungen über das Wachstum zweikerniger *Spirogyra*-zellen, welche an kernlose und an einkernige Zellen grenzten, lieferten keinen Grund für die Annahme von Plasmaverbindungen¹⁾. Bei anderen Algen, z. B. bei *Closterium*²⁾, die ebenso

¹⁾ C. van Wisselingh, Zur Physiologie der *Spirogyra*-zelle. Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XXIV (1908), Abt. I, S. 201.

²⁾ C. van Wisselingh, Über die Zellwand von *Closterium*. Zeitschr. f. Botanik, 4. Jahrg., Heft 5, S. 337.

wie Spirogyra auch zu den Konjugaten gehört, ist die Zellteilung mit einer Spaltung der Zellwand und mit einer Trennung der Individuen verbunden. Bei Spirogyra bleiben, wie oben erwähnt, die Zellen miteinander verbunden, aber man darf sie gewiß als einzelne Individuen betrachten, ebenso wie die Bakterien, welche entweder ganz frei oder miteinander verbunden sind und Zellenreihen bilden.

Die Formen der Variabilität.

Um die vielen Abweichungen oder Variationen, welche die lebenden Organismen zeigen, zu unterscheiden, haben die Forscher, die sich mit deren Studium befaßten, verschiedene Namen vorgeschlagen. Man spricht von Modifikationen, Kombinationen, Mutationen, Fluktuationen, Adaptationen, Degenerationen, Rückschlägen, Dauermodifikationen usw. Es ist schwer die verschiedenen Formen der Variabilität voneinander zu trennen und zu definieren. Es empfiehlt sich darum, daß man nicht viele Hauptformen unterscheidet. Um einige Beispiele zu geben, will ich hier anführen, auf welche Weise mehrere hervorragende Forscher die verschiedenen Variationen voneinander unterscheiden.

Baur¹⁾ und viele andere Forscher unterscheiden drei Hauptformen der Variabilität, die Modifikationen, die Kombinationen und die Mutationen. Unter diesen drei Benennungen versteht Baur folgendes: „Modifikationen“ nicht erbliche Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Sippe, dadurch verursacht, daß allerhand Außenwirkungen, Licht, Wärme, Ernährung usw., die einzelnen Individuen ungleich beeinflußt haben. Widerspiegeln häufig die Zufallskurve. „Kombinationen“ erbliche Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Sippe und auch zwischen den Nachkommen eines Elternpaares, verursacht durch Bastardspaltung und Neukombination der Erbeinheiten. Widerspiegeln häufig die Zufallskurve. „Mutationen“ erbliche Verschiedenheiten zwischen den Eltern und ihren Nachkommen — auch den vegetativ entstandenen —, die nicht auf Bastardspaltung beruhen, sondern andere Ursachen haben.

Jollos²⁾, der die Variabilität und Erbllichkeit bei niederen Organismen studiert hat, unterscheidet auch Modifikationen, Kombinationen

¹⁾ E. Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 2. neubearbeitete Auflage (1914), S. 280.

²⁾ V. Jollos, Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. A. a. O. S. 15 und 16.

und Mutationen. Kombinationen beruhen nach genanntem Forscher auf der Verteilung und dem Zusammentreffen verschiedener Erbanlagen, sind also nur im Zusammenhang mit Befruchtungsvorgängen möglich. Als Modifikation bezeichnet er jede Veränderung, die die Keimesanlagen (Gene) nicht berührt, also nicht erblich im strengen Sinne ist, während sämtliche erblichen Veränderungen — gleichgültig unter welchen Umständen sie entstanden, oder wie groß sie sind — nach ihm unter den Begriff Mutation fallen.

Beijerinck¹⁾, der sehr viele Mutationen bei Mikroben beschrieben hat, unterscheidet Modifikationen, Fluktuationen, Mutationen und Kombinationen. Die Modifikationen sind nach Beijerinck nicht erblich oder nur erblich während weniger Zellgenerationen bei anderen Lebensbedingungen als denjenigen, wobei sie entstehen. Erblich während unbegrenzter Zahlen von Zellgenerationen sind die Fluktuationen, die Mutationen und die Kombinationen, welche letztere nur bei geschlechtlich differenzierten Organismen vorkommen. Auf Modifikation beruht nach Beijerinck die bei der fließenden Ontogenese zustande kommende Differenzierung, wobei gewöhnlich innere, seltener äußere Bedingungen die Veränderung beherrschen, und sobald diese Bedingungen selbst sich ändern, ändert sich auch das Produkt.

Bei der Fluktuation entsteht nach Beijerinck die erbliche Veränderung unter dem Einfluß der äußeren Bedingungen in dieser Weise, daß alle oder bei weitem die meisten Individuen eines ihm unterworfenen Stammes eine gleiche Veränderung erfahren.

Bei der Mutation spielen nach Beijerinck die äußeren Bedingungen eine mehr untergeordnete Rolle, während die in relativ wenigen Individuen eines Stammes realisierten inneren Bedingungen Hauptfaktoren der Veränderung sind. Dennoch ist für mehrere Mikrobenmutationen sicher nachgewiesen, daß ein von außen kommender Reiz notwendig ist, um die Mutation auszulösen. Eine scharfe Grenze zwischen Fluktuationen und Mutationen besteht nach Beijerinck nicht. Später hat Beijerinck²⁾ auch noch erbliche Modifikationen unterschieden.

Es kommt mir vor, als ob die Begriffsbestimmungen, welche die Forscher für die verschiedenen Formen der Variabilität gegeben haben, auch falls sie nur drei Hauptformen annehmen, sich nicht immer völlig

¹⁾ M. W. Beijerinck, Mutation bei Mikroben. A. a. O. S. 5 u. f.

²⁾ M. W. Beijerinck, Over het nitraatferment en over physiologische soortvorming. A. a. O. S. 1169.

deckten. Ferner kam ich zu dem Schluß, daß unter den von mir bei *Spirogyra* beobachteten Abweichungen solche vorkommen, die, obschon ich sie als Modifikationen betrachten muß, doch z. B. der von Baur gegebenen Definition für Modifikationen nicht entsprechen.

Ich sehe mich deshalb genötigt, anzugeben, was man in dieser Publikation unter den verschiedenen Benennungen zu verstehen hat. Einfachheitshalber werde ich nur Modifikationen, Kombinationen und Mutationen unterscheiden.

Kombinationen sind bei *Spirogyra*, von einigen interessanten Versuchen Gerassimoffs abgesehen, noch nicht studiert worden. Die Schwierigkeiten, die das Kultivieren von *Spirogyren* darbietet, sind gewiß eine der Ursachen, daß über Kombinationen bei *Spirogyra* so wenig Angaben vorliegen. Ich selbst habe auch noch keine Gelegenheit gehabt, darüber Untersuchungen anzustellen. Leichter ist bei *Spirogyra* das Studium anderer Variationen. Von diesen kann ich eine Anzahl erwähnen, welche sehr verschieden sind. Einen großen Teil rechne ich zu den Modifikationen, während ich andere als Mutationen betrachte.

Unter Modifikationen und Mutationen verstehe ich folgendes. Modifikationen sind Variationen oder Abweichungen, die nicht oder nicht konstant von einem Individuum auf seine Nachkommen übergehen. Wohl kann man in einigen Fällen konstatieren, daß eine Abweichung sich während einer großen Anzahl von Zellgenerationen behaupten kann, aber die Möglichkeit, daß sie wieder abnimmt und daß der normale Typus allmählich wieder in den Vordergrund tritt, ist vorhanden. In andern Fällen tritt das eine oder andere Merkmal mit Unterbrechungen auf. Es geht z. B. von den Mutterzellen nicht auf die Tochterzellen über, sondern es gibt Enkeltochterzellen, welche das Merkmal zeigen. Niemals behaupten die Modifikationen sich unverändert und konstant während einer unbegrenzten Anzahl von Zellgenerationen. Die Mutationen sind dagegen Abweichungen, welche konstant von den Individuen, welche sie zeigen, auf ihre Nachkommen übergehen. Sie behaupten sich ungeschwächt während einer unbegrenzten Anzahl von Zellgenerationen.

Beim Aufstellen obiger Definitionen habe ich mich des Gebrauchs der Namen Gene, Keimesanlagen oder Erbanlagen enthalten, weil mit diesen Benennungen oft mehr oder weniger hypothetische, nicht wahrnehmbare Körperchen angedeutet werden, von denen man sich nur sehr unbestimmte Vorstellungen machen kann. Durch Anwendung dieser Namen würden die Definitionen nicht an Klarheit gewonnen haben.

Bei den Modifikationen kann man verschiedene Fälle unterscheiden: Erstens die Modifikationen, die alle oder bei weitem die meisten Individuen einer natürlichen Vegetation oder einer Kultur in verschiedenen Perioden zu gleicher Zeit zeigen, und die der Hauptsache nach die Folge äußerer Einflüsse sind, wie Licht, Wärme, Nahrung, denen alle Individuen mehr oder weniger zugleich ausgesetzt sind. Zweitens die Modifikationen, welche die Individuen einer natürlichen Vegetation oder einer Kultur untereinander zeigen, und die nicht die Folge äußerer Einflüsse oder Reize sind, deren Ursache vielmehr bei den Individuen selbst anwesend ist. Drittens die Modifikationen, die eine größere oder kleinere Zahl der Individuen einer natürlichen Vegetation oder einer Kultur zeigt und deren Erscheinung man dem Einfluß äußerer Reize zuschreiben muß.

Die Mutationen kommen in der Natur und in Kulturen bei einer größeren oder kleineren Zahl von Individuen vor. Sie werden durch äußere Reize ausgelöst oder die Ursache ihrer Erscheinung ist noch unbekannt.

Wie bei der Entwicklung der Organismen, so machen auch, wie aus obigem hervorgeht, beim Entstehen von Variationen zweierlei Faktoren ihren Einfluß geltend, diejenigen, welche außerhalb des Individuums anwesend sind, und die, welche innerhalb des Individuums selbst sich finden. Die Forscher reden demgemäß von äußeren und inneren Faktoren oder Ursachen. Koehler¹⁾ bemerkt, daß beim Gebrauch dieser Bezeichnungen Unklarheit herrscht, weil es ungewiß ist, was man unter äußeren und inneren Ursachen verstehe. Nach Koehler sollte man diejenigen Ursachen, welche im Keimplasma liegen, als innere, alle außerhalb des Keimplasmas liegenden als äußere bezeichnen. Koehler will selbst gewisse Stoffwechselvorgänge im Plasma des Gameten als äußere Ursachen bezeichnen, weil nach dem heutigen Stande unseres Wissens die Träger der Erbfaktoren in den Chromosomen liegen. Wie sich in dieser Publikation zeigen wird, bin ich mit der Ansicht, daß die Erbanlagen ausschließlich in den Chromosomen liegen, nicht einverstanden. Darum finde ich es unratsam, die Bezeichnungen innere und äußere Ursachen oder Faktoren in der Bedeutung, welche Koehler denselben beilegt, anzuwenden. Um Mißverständnissen vorzubeugen, bemerke ich, daß ich unter inneren Faktoren oder Ursachen einfach

¹⁾ O. Koehler, Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., XV. Bd. (1915/1916), S. 7 und 8.

diejenigen verstehe, die im Individuum selbst anwesend sind, und unter äußeren Faktoren diejenigen, die sich außerhalb desselben befinden.

Durch äußere Lebensbedingungen verursachte Modifikationen.

Ich werde jetzt eine Anzahl Abweichungen behandeln, die man zu den Modifikationen rechnen muß. Zuerst will ich diejenigen erwähnen, die durch äußere Lebensbedingungen, wie Licht, Wärme und Nahrung, ausgelöst werden. Diese Faktoren machen auf alle Zellen einer natürlichen Vegetation oder einer Kultur gleichzeitig ihren Einfluß geltend, was veranlaßt, daß dieselben zugleich denselben Modifikationen unterworfen sind. Hierbei muß ich bemerken, daß bei dieser Kategorie von Modifikationen innere Faktoren nicht ganz ausgeschlossen sind. Ein bedeutender Faktor ist z. B. die Quantität der Nahrungsstoffe, welche die Spirogyrazellen vorrätig haben, wie z. B. Stärke und Gerbstoff. Alle genannten Faktoren beeinflussen das Wachstum, das bald stark, bald wieder schwach ist, während sich die Produkte, die dabei entstehen, in diesem Fall die Spirogyrazellen, in verschiedenen Perioden unterscheiden. Wenn man die Quantität der Nahrungsstoffe als einen inneren Faktor betrachtet, muß man dabei beachten, daß dieselbe von äußeren Faktoren, wie Licht, Temperatur und Nahrungsstoffen, die auf die Spirogyrazellen ihren Einfluß geltend machen, abhängig ist.

Beim Aufbewahren von Spirogyren (*Spirogyra maxima*) während des Winters in einem nicht erwärmten, aber frostfreien, gegen Norden liegenden, mäßig beleuchteten Raum konnte ich feststellen, daß sie langsam weiterwuchsen, die Zellen sich vermehrten, die Chromatophoren sehr bleich oder fast farblos wurden, die Quantität der Stärke in den Chromatophoren sehr bedeutend wurde und daß bei der Prüfung mit Reagenzien sich zeigte, daß auch der Gerbstoffgehalt zugenommen hatte. Als ich nach einigen Monaten die Spirogyren in eine frische Nahrungsflüssigkeit und in ein wärmeres nach Süden gelegenes Zimmer gebracht hatte, wurde das Wachstum stärker und wurden die Zellteilungen zahlreicher, aber die Spirogyren erhielten auch ein ganz anderes Aussehen. Die Chromatophoren bekamen wieder eine lebhaft grüne Farbe, während der Stärke- und Gerbstoffgehalt abnahm. Spirogyren, welche ich durch Papier gegen das starke Sonnenlicht geschützt hatte, erhielten sehr breite dunkelgrüne Chromatophoren.

Beim Kultivieren von Spirogyren habe ich besonders verschiedene Erscheinungen, wie die Länge der Zellen, die Stärke des Wachstums und die Anzahl der Zellteilungen beachtet. Ich habe dabei bemerkt, daß die Spirogyrazellen einer fortwährenden Änderung unterworfen sind. Jedesmal kann man nach einigen Tagen konstatieren, daß wieder eine allgemeine Modifikation der Zellen stattgefunden hat. An einem Beispiele, das die Länge der Spirogyrazellen betrifft, werde ich dies erläutern.

Weil es nicht rationell ist, Zellen von verschiedenem Alter und Entwicklungsgrad hinsichtlich ihrer Länge miteinander zu vergleichen, bestimmte ich die Länge der Zellen während der Zellteilung, also kurz vor der Scheidung in zwei Tochterzellen. Unter Länge verstehe ich deshalb die Maximallänge, welche die Zellen bei ihrer Entwicklung erreichen.

Vom 18. Januar bis zum 13. Februar wurden von mir bei einem Spirogyrafaden 96 sich teilende Zellen gemessen. Siehe Tabelle I.

Tabelle I. Länge von sich teilenden Spirogyrazellen.

Data	Zahl der gemessenen Zellen	Länge der Zellen in μ	Länge im Durchschnitt in μ
18., 19., 20. Jan. . . .	15	95—110	101
21., 22., 23. Jan. . . .	29	109—123	115
24., 25., 26., 27. Jan. .	18	110—128	118
29., 30., 31. Jan., 1 Febr.	12	111—138	125
4., 5., 6., 7. Febr. . .	14	98—117	110
8., 9., 12., 13. Febr. . .	8	104—121	114

Etwa am 19. Januar wechselte die Länge der sich teilenden Zellen von 95—110 μ ab und Ende Januar von 111—138 μ . In den ersten 10 Tagen hatte also die Länge, welche die Zellen erreichten, bedeutend zugenommen, im Durchschnitt fast um $\frac{1}{4}$. Danach fand wieder eine Abnahme statt.

Ich habe untersucht, ob die Länge der Zellen und die Stärke des Wachstums mit dem Einfluß des Lichtes zusammenhängen. Ich habe bei fünf Teilen eines Spirogyrafadens, die in einem erwärmten nach Süden gelegenen Zimmer kultiviert wurden, aber in verschiedenem Maße dem Lichte ausgesetzt waren, in 30 Tagen 852 Zellen, die sich teilten, gemessen und das Längenwachstum der Zellen in Prozentsätzen bestimmt. Siehe Tabelle II. Ferner habe ich noch bei zwei Stückchen eines

Tabelle II. Durchschnittslänge und -wachstum sich teilender Spirogyrazellen.

Licht	Erste 10 Tage			Zweite 10 Tage			Dritte 10 Tage		
	Zahl der Zellen	Länge in μ	Wachstum in %	Zahl der Zellen	Länge in μ	Wachstum in %	Zahl der Zellen	Länge in μ	Wachstum in %
Nicht gedämpft	86	155	72	60	113	76	66	107	114
Etwas gedämpft	64	157	95	75	122	104	68	121	120
Mehr gedämpft	77	165	97	71	125	103	78	137	114
Noch mehr gedämpft	24	166	106	59	128	85	41	142	105
Am meisten gedämpft	62	169	111	17	179	38	10	210	38

andern Spirogyrafadens, die in demselben Zimmer kultiviert wurden und auch verschieden stark beleuchtet wurden, im Laufe von 33 Tagen noch 252 sich teilende Zellen gemessen und deren Längenwachstum bestimmt. Siehe Tabelle III.

Tabelle III. Durchschnittslänge und -wachstum sich teilender Spirogyrazellen.

Licht nicht gedämpft (in einem Glas).

Data	Zahl der Zellen	Länge in μ	Wachstum in %	Wachstum berechnet für 4 Tage in %
22.—27. Febr. . . .	3	173	in 5 Tagen 16	12,7
28. Febr.—5. März .	63	169	„ 6 „ 11	7,3
6.—10. März	13	125	„ 5 „ 37	29,5
11.—14. März	35	125	„ 4 „ 39,5	39,5
15.—18. „	6	113	„ 4 „ 34,5	34,5
19.—22. „	9	104	„ 4 „ 73	73
23.—26. „	9	126	„ 4 „ 53	53

Licht gedämpft (in einem Porzellantiegel).

22.—27. Febr. . . .	18	181	in 5 Tagen 21	16,7
28. Febr.—5. März .	52	180	„ 6 „ 16	10,6
6.—10. März	12	149	„ 5 „ 51	40,6
11.—14. März	6	165	„ 4 „ 19	19
15.—18. „	21	183	„ 4 „ 29	29
19.—22. „	—	—	„ 4 „ 24	24
23.—26. „	1	200	„ 4 „ 15	15
27. März—1. April .	4	192	„ 6 „ 32	21,1

Aus den erzielten Resultaten geht hervor, daß die Zellen umso länger wurden, je mehr das Licht gedämpft worden war. In einigen Fällen wurden sie umso länger, je schwächer das Wachstum war, in anderen Fällen aber zeigte sich das Gegenteil.

Bei meinen Versuchen benutzte ich Spirogyramaterial, das hellgrüne Chromatophoren hatte und reich an Stärke und Gerbstoff war. Während der Versuche wurden die Chromatophoren grüner und breiter und nahm der Stärke- und Gerbstoffgehalt ab. Am wenigsten war dies der Fall bei den Kulturen, welche dem vollen Licht ausgesetzt waren, am meisten bei denjenigen, die vor dem vollen Licht geschützt waren.

Die große Abnahme des Längenwachstums der Spirogyrazellen, welche am meisten vor dem Licht geschützt waren, am Ende des ersten Versuches (Tabelle II) muß der Abnahme der vorrätigen Nahrungsstoffe zugeschrieben werden. Bei diesen Spirogyrazellen war anfangs das Längenwachstum gerade am stärksten. Diejenigen Zellen, die am meisten vor dem Licht geschützt worden und arm an Reservestoffen geworden waren, und bei welchen die Intensität des Wachstums am meisten abgenommen hatte, erreichten die größte Länge. Dieses Längenwachstum der Zellen im gedämpften Licht erinnert an das übermäßige Wachstum der Stengel höherer Pflanzen im Dunkeln (Etiollement).

Die Quantität der vorrätigen Nahrungsstoffe, wie Stärke und Gerbstoff, beeinflußt augenscheinlich die Länge der Zellen. Wenn ich dem Wasser, in welchem die Spirogyren wuchsen, und der Luft, die sich oberhalb desselben befand, das Kohlensäureanhydrid entzog, so blieben die Zellen noch wohl sehr lange am Leben, während auch noch Kern- und Zellteilungen stattfanden, aber sie wurden sehr arm an Stärke und Gerbstoff und dabei abnormal lang, oft mehr als 400 μ .

Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch die Temperatur die Länge der Zellen beeinflußt. Diese Frage habe ich aber noch nicht untersucht.

Durch innere Faktoren verursachte Modifikationen.

Die obenbeschriebenen Erscheinungen betreffen Modifikationen, die bei allen Zellen einer Kultur zugleich auftreten. Nunmehr möchte ich Verschiedenheiten erwähnen, welche die Zellen untereinander zeigen. Sie werden durch innere Faktoren verursacht. Gleichwie die schon obenbeschriebenen Variationen betrachte ich sie als Modifikationen, weil sie nicht konstant von den Mutterzellen auf die Tochterzellen übergehen.

Beim ersten Anblick scheint es, daß die Zellen eines Spirogyrafadens wenig verschieden sind. Sie haben manchmal eine verschiedene Länge, was besonders mit ihrem Alter zusammenhängt. Die Zellen, die gerade durch Teilung entstanden sind, sind nämlich kürzer als diejenigen, welche im Begriff sind sich zu teilen. Bei näherer Betrachtung kann man aber andere, individuelle Verschiedenheiten bei den Zellen feststellen. Wenn man z. B. das Längenwachstum beachtet, zeigt sich, daß die Zellen nicht gleich schnell wachsen. Ferner kann man feststellen, daß die Kern- und Zellteilung in gleichalterigen Zellen oft zu verschiedenen Zeiten auftritt. Siehe die Tabellen IV und V, welche sich auf das Wachstum von vier und sechs beieinander liegenden, an Länge wenig verschiedenen Zellen und ihrer Nachkommen beziehen. T und E bedeuten, daß Kern- und Zellteilung stattgefunden hat und daß Tochterzellen (T) oder Enkeltochterzellen (E) entstanden sind.

Tabelle IV. Längenwachstum normaler Spirogyrazellen.

Länge der Zellen in μ	Längenwachstum in %			
	27. November	2. Dezember	11. Dezember	25. Dezember
139	29	30	T 28	T 52
140	22	34	T 30	T 58
137	18	25	20	T 47
136	19	34	16	T 48

Wodurch die Verschiedenheiten im Wachstum verursacht werden, habe ich nur zum Teil feststellen können. Ich glaube aber, daß durch sehr umfassende Untersuchungen die Faktoren, welche die Verschiedenheiten auslösen, allmählich entdeckt werden können. Ich muß mich jetzt auf Mitteilungen über einen Faktor beschränken.

Es versteht sich, daß die Querwände in den Spirogyrafäden von verschiedenem Alter sind, und man kann leicht feststellen, daß die ältesten die dicksten sind. Oft ist bei alten Querwänden auch die Längswand bedeutend dicker (Fig. 2). Vergleicht man das Längenwachstum der Zellen, die sich bei dicken Querwänden befinden, mit demjenigen anderer Zellen, so kann man konstatieren, daß die Zellen bei den dicken Querwänden langsamer wachsen. Im allgemeinen ist unsere Kenntnis des Wachstums der Zellwand noch zu wenig fortgeschritten und zu ungewiß, um den Zusammenhang zwischen den beiden Er-

Tabelle V. Längenwachstum

Länge der Zellen in μ	Längen-							
	15. Nov.	16. Nov.	17. Nov.	18. Nov.	19. Nov.	20. Nov.	21. Nov.	22. Nov.
199	3,6	T 3	T 10,8 7,8	T 8,8 10,8	T 6,5 10,6	T 13 11	E 9,5 11,3	
208	4,5	T 3,4	T 8,4 9,2	T 8,6 8,5	T 7,1 3,9	T 9,6 12	E 9,5 11,4	
202	4,6	T 3,4	T 9,3 9,6	T 10,3 9,6	T 9,3 8	T 12,1 10,4	E 10,8 T 11,4	
186	5	T 2,7	T 9 8,6	T 8,3 11,9	T 5,9 7,1	T 12 9,9	T 11,4 11,3	
200	5,2	T 3,4	T 8,6 8,4	T 8 7,8	T 9 8,9	T 12,8 10,3	T 10 E 8,7	
200	3,1	T 5	T 8,8 7,5	T 8,1 7	T 7,5 8,9	T 8,5 9,7	E 10 T 11,6	

Tabelle VI. Längenwachstum von Spiro-

Mai									
2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.
11	11	14 i. T.	15	17	5	12	5 get.	16	17
10	10	15 i. T.	↗ 6	7	8	8	8 get.	↗ 10	11
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	10	11 i. T.	↘ 7	6	8	6	7 get.	↘ 9	12
10	10	17 get.	↘ 10	11	13	11	8 get.	↘ 12	16

scheinungen erklären zu können. Ich will deshalb von dem Versuch schon hier eine Erklärung zu geben absehen. Nur möchte ich darauf hinweisen, daß ich Grund habe anzunehmen, daß bei einer dicken Querwand das Längenwachstum einer Zelle weniger intensiv ist. Aus Obigem geht hervor, daß eine anatomische Besonderheit Ursache eines weniger starken Wachstums ist. Man darf annehmen, daß die dickeren Querwände ein Faktor sind, der veranlaßt, daß der Betrag des totalen Wachstums bestimmter Zellen geringer ist als derjenige anderer Zellen.

Die Tabelle VI dient dazu, das Obenerwähnte zu erläutern. Die Angaben betreffen die zwei Zellen, welche sich unmittelbar bei einer dicken Querwand befinden, und die zwei angrenzenden. Das Längenwachstum der Zellen ist in Prozents angeegeben, jedesmal für 24 Stunden. Der Versuch wurde am 1. Mai begonnen und am 21. Mai beendet. i. T. bedeutet, daß die Zellen sich während der Beobachtung in Teilung befanden, und get., daß sie sich seit der vorigen Beobachtung geteilt

normaler Spirogyrazellen.

wachstum in %

23. Nov.	24. Nov.	25. Nov.	26. Nov.
E 6 10,1 7,1 7,1	E 8 6,9 5,6 5,6	E 12,6 10,8 12,6 9,5	E 9,4 12,6 9,4 11,6
E 7,1 10,3 9,9 5,9	E 4,4 4,7 5,6 3,3	E 9,6 12,2 10,6 9,7	E 9,6 11,9 10,6 10,8
E 8,1 10,1 E 6,6	E 9,7 6,1 3,4 4,5	E 6,9 8,7 13 10,9	E 10,1 9,8 9,6 7,8
E 9 T 10,8	E 4,7 3,6 E 6,1	E 10 10,3 8,2 5,6	E 10,1 10,4 13 10,6
E 7,3 E 12,6 8,3	E 4,5 6,7 6,7 5,5	E 10,9 10,5 8,4 9,4	E 5,9 11,4 6,8 5,7
E 7,8 11,7 E 6,1	E 4,8 7 4,7 8	E 6,9 11,2 14,4 10,5	E 10,7 7,8 11,7 9,5

gyrazellen bei einer dicken Querwand.

Mai

12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.
22 get.	↗ 54	55 get.	↗ 40	54	↗ 83	35	↗ 59	30	23
19 get.	→ 22	36 get.	→ 35	35 get.	→ 49	27 i. T.	→ 31	25	18
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20 get.	↘ 30	39 get.	↘ 30	32 get.	↘ 47	27 i. T.	↘ 27	24	18
18 get.	↘ 45	46 get.	↘ 48	42	↘ 86	35	↘ 49	35	22

hatten. — deutet die Stelle der dicken Querwand an. Die Pfeilchen beziehen sich auf die Mutterzellen und die aus denselben entstandenen Tochterzellen.

Wenn man nicht nur die Zellwand, sondern auch den Zellinhalt beachtet, so bemerkt man, daß die Zellen bei den dicken Querwänden noch mehr Abweichungen zeigen. Die Chromatophoren haben sich von der dicken Querwand oder, richtiger gesagt, aus dem dickwandigeren Zellende etwas zurückgezogen. Auch der Zellkern befindet sich nicht genau in der Mitte der Zelle, sondern ist etwas nach der dünneren Querwand verschoben.

Wie ich¹⁾ früher gezeigt habe, ist die Stelle, wo die neue Querwand entsteht, abhängig von der Lage des Kerns in der Zelle. Die Querwand wird dort gebildet, wo der Kern sich befindet und nicht

¹⁾ C. van Wisselingh, Zur Physiologie der Spirogyrazelle. A. a. O., S. 165 u. f.

genau in der Mitte der Zelle. Befindet der Kern sich nicht in der Mitte, so werden, wenn Zellteilung stattfindet, die Tochterzellen ungleich groß (Fig. 2).

Bei der Untersuchung von ungefähr 2000 Zellteilungen habe ich die Länge der entstandenen Tochterzellen bestimmt und ich habe dabei das Resultat erzielt, daß die Tochterzellen bei ihrer Entstehung gewöhnlich nicht gleich lang sind. Die Tabelle VII bezieht sich auf 1127 Zellteilungen. Die Resultate von sieben Reihen Beobachtungen sind in diese Tabelle zusammengebracht. In der ersten Spalte ist die Differenz an Länge der Tochterzellen in Prozenten angegeben und in der zweiten, wievielmals die angegebene Differenz beobachtet worden ist.

Tabelle VII. Differenz an Länge der Tochterzellen von 1127 Mutterzellen.

Differenz in %	Zahl Mutterzellen	Differenz in %	Zahl Mutterzellen	Differenz in %	Zahl Mutterzellen
0	84	13	30	26	3
1	80	14	21	27	3
2	95	15	23	28	2
3	73	16	17	29	1
4	114	17	18	30	1
5	66	18	13	31	0
6	86	19	17	32	3
7	72	20	12	33	2
8	73	21	7	34	1
9	43	22	7	42	1
10	50	23	9	66	1
11	47	24	4	72	1
12	43	25	4		

Um die erzielten Resultate besser fassen zu können, empfiehlt es sich, eine theoretische Betrachtung über eine große Zahl Nachkommen einer Zelle anzustellen. Von 1024 ($= 2^{10}$) Nachkommen einer Zelle kann man sagen, daß bei 512 die Differenz an Dicke bei den Querwänden sehr gering sein muß, bei 256 etwas größer, bei 128 wieder etwas größer, bei 64, 32, 16, 8, 4 und 2 jedesmal wieder etwas größer und bei den zwei Zellen am Ende der Reihe am größten, aber nicht gleich groß. Bei den 1024 Zellen wird die Differenz an Länge der Tochterzellen größer oder kleiner sein, je nachdem die Differenz an Dicke der Querwände größer oder kleiner ist. Wenn man statt für

1024 für 1127 Zellen die Berechnung macht, erhält man die folgenden Zahlen: 563, 282, 141, 71, 35, 18, 9, 4, 2, 1 und 1 (= 1127). Wenn man die 1127 untersuchten Zellen in Übereinstimmung mit diesen Zahlen ordnet, so kommt man zu dem folgenden Resultat:

In 563 Fällen beträgt die Differenz von					0	bis	5 à 6 ⁰ / ₀ ,
"	282	"	"	"	"	5 à 6	" 10 à 11 ⁰ / ₀ ,
"	141	"	"	"	"	10 à 11	" 14 à 15 ⁰ / ₀ ,
"	71	"	"	"	"	14 à 15	" 18 à 19 ⁰ / ₀ ,
"	35	"	"	"	"	18 à 19	" ± 22 ⁰ / ₀ ,
"	18	"	"	"	"	± 22	" 25 à 26 ⁰ / ₀ ,
"	9	"	"	"	"	25 à 26	" ± 30 ⁰ / ₀ ,
"	4	"	"	"	"	± 30	" 33 ⁰ / ₀ ,
"	2	"	"	"	"	34 und 42	0 ⁰ / ₀ ,
"	1 Fall	"	"	"	"	66	0 ⁰ / ₀ ,
"	1	"	"	"	"	72	0 ⁰ / ₀ .

Aus obigem geht hervor, daß die Theorie und das durch das Experiment erhaltene Resultat auf sehr befriedigende Weise miteinander in Übereinstimmung sind.

Wenn die Tochterzellen gerade halb so lang wie die Mutterzellen wären, so würde man den Betrag ihrer Länge und die Zahl der Mutterzellen nur mit 2 zu multiplizieren brauchen, um ganz gleiche Tabellen und zusammenfallende Kurven zu erhalten. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Die Tochterzellen sind meistens nicht genau halb so lang wie die Mutterzellen.

Die Tabelle VIII, welche sich auf sieben Versuche bezieht, und die von dem ersten Versuch hergeleiteten Kurven dienen dazu, zu zeigen, daß die Tochterzellen verhältnismäßig an Länge mehr verschieden sind als die Mutterzellen. Die zwei ersten Spalten geben die Länge der Mutterzellen und der Tochterzellen an. M bedeutet Mutterzellen, T Tochterzellen, V Versuch.

Die Kurven der Mutter- und Tochterzellen, für welche beispielsweise der erste Versuch gewählt worden ist, sind zwecks besserer Vergleichung auf derartige Weise zusammengestellt, daß die Zahl der Mutterzellen und der Betrag der Länge der Tochterzellen beide mit 2 multipliziert worden sind.

Die Kurve der Mutterzellen ist höher als die der Tochterzellen, welche an der Basis etwas breiter ist. Von den andern Versuchen sind keine Kurven hergeleitet. Die Tabelle VIII zeigt, daß auch in

Tabelle VIII. Länge der Mutter- und Tochterzellen.

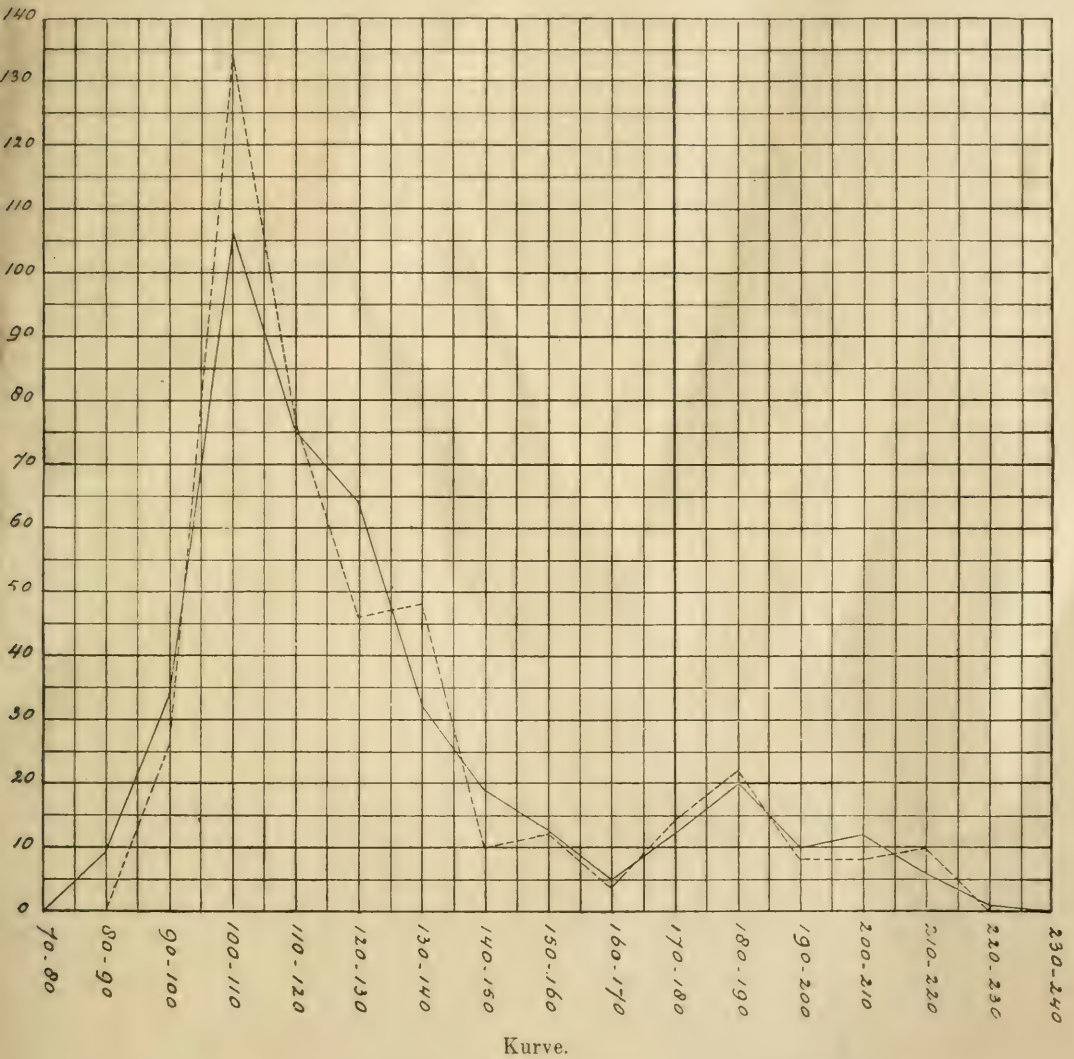
Länge in μ		Zahl der Zellen													
		1. V.		2. V.		3. V.		4. V.		5. V.		6. V.		7. V.	
M	T	M	T	M	T	M	T	M	T	M	T	M	T	M	T
		209	418	207	414	226	452	124	248	109	218	138	276	114	228
80—90	40—45	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
90—100	45—50	13	34	1	6	0	4	0	0	0	0	2	4	0	0
100—110	50—55	67	106	15	38	3	24	0	5	0	0	6	18	0	0
110—120	55—60	38	75	51	84	46	74	17	33	0	0	13	28	0	0
120—130	60—65	23	64	64	124	63	116	36	70	0	2	41	69	0	0
130—140	65—70	24	32	24	56	47	89	22	46	2	4	9	17	0	6
140—150	70—75	5	19	21	44	11	34	26	42	14	33	0	12	9	13
150—160	75—80	6	13	13	17	4	12	7	16	19	26	11	15	8	22
160—170	80—85	2	5	2	13	8	10	2	8	9	32	19	50	12	24
170—180	85—90	7	12	2	4	3	11	2	2	11	14	30	41	34	68
180—190	90—95	11	20	2	3	5	10	3	7	14	27	6	18	34	48
190—200	95—100	4	10	0	3	7	17	0	2	11	18	1	4	12	36
200—210	100—105	4	12	2	2	12	17	3	7	9	26	0	0	4	4
210—220	105—110	5	6	5	8	7	18	5	7	12	12	0	0	1	6
220—230	110—115	0	1	1	4	4	6	0	1	3	9	0	0	0	1
230—240	115—120	0	0	3	4	1	3	0	0	1	7	0	0	0	0
240—250	120—125	0	0	0	3	3	3	0	1	1	3	0	0	0	0
250—260	125—130	0	0	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0
260—270	130—135	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0
270—280	135—140	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
280—290	140—145	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
290—300	145—150	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

diesen Fällen die Kurven der Mutter- und Tochterzellen einigermaßen differieren würden.

Die Tochterzelle, welche sich bei der dickeren Querwand befindet, ist fast immer die längere von beiden. Die Differenz an Länge ist manchmal sehr gering und schwer zu konstatieren. Im Zusammenhang hiermit mache ich betreffs der Tabelle VII eine Bemerkung. Für 84 Paare Tochterzellen ist in der Tabelle angegeben, daß sie gleich lang waren. Tochterzellen, welche genau gleich lang sind, werden aber gewiß sehr selten vorkommen. Die Tabelle muß darum in diesem Sinn aufgefaßt werden, daß bei 84 Paaren Tochterzellen die Differenz nach meinen Beobachtungen näher bei 0 als bei 1% war.

Je mehr die Querwände einer Zelle an Dicke verschieden sind, desto deutlicher ist die Differenz an Länge ihrer Tochterzellen, und bei

Anwesenheit einer sehr dicken Querwand ist sie selbst bedeutend. Beispielsweise erwähne ich die Länge der Tochterzellen, welche bei den in der Tabelle VI angedeuteten Zellteilungen entstanden. Die Zellen,



die am 4. Mai bei der dicken Querwand entstanden, hatten eine Länge von 96 und 97 μ und ihre Schwesterzellen von 74 resp. 79 μ ; erstere waren also ungefähr 30 und 23% länger als ihre Schwesterzellen; am 18. Mai wurden die Ziffern 91 und 95 und 55 und 63 erhalten, welche

ungefähr 65 und 51% entsprachen. Die Erscheinung trat also nach zwei Wochen bei derselben Querwand mit größerer Deutlichkeit auf.

Aus obigem geht hervor, daß eine kleine anatomische Besonderheit, die verschiedene Dicke der Querwände, verursacht durch die Verschiedenheit ihres Alters, auf eine Anzahl anderer Erscheinungen Einfluß ausübt, nämlich auf das Wachstum der Zellwand, speziell auf das Längenwachstum der Zellen, auf den Zellinhalt, nämlich auf die Lage der Chromatophoren und des Kerns, was veranlaßt, daß die neuen Querwände gewöhnlich nicht in der Mitte der Zellen entstehen, weil ihre Stelle wieder durch die Lage des Kerns bestimmt wird. Eine einzige anatomische Besonderheit oder Modifikation ruft deshalb viele andere Änderungen hervor. Anfangs sind die Abweichungen nicht auffallend, aber allmählich werden sie bei einigen Zellen sehr deutlich. Eine Anzahl Zellgenerationen muß man zurückgehen, um den Ursprung einer auffallenden Abweichung ausfindig zu machen. Dieses einfache Beispiel zeigt, wie manchmal verschiedene Abweichungen miteinander zusammenhängen.

Einige Spirogyren haben sehr eigentümliche Querwände (Fig. 4, links). Zu beiden Seiten befindet sich nämlich ein ring- oder zylinderförmiger Zellwandteil. Die Entwicklung dieser Ringe oder Zylinder ist sehr einfach. Auf gewöhnliche Weise fängt die Bildung der primären Querwand an, nämlich an der Längswand dem Kern gegenüber, der im Begriff ist sich zu teilen. Das Wachstum der Querwand schreitet während einiger Zeit einwärts fort, dann auf einmal seitwärts in zwei entgegengesetzten Richtungen parallel der Längswand und danach entsteht der mittlere Teil der primären Querwand, welche die Mutterzelle in zwei Tochterzellen teilt. Wenn die dünne, zellulosearme, primäre Querwand gebildet worden ist, entstehen aus den Protoplasten der Tochterzellen zellulosereiche Zellwandschichten, welche die neue Querwand, die Längswand und die andern Querwände gleichmäßig bedecken. Zufolge des Auswuchses der primären Querwand findet sich eine starke Falte in den sekundären Zellwandschichten. Wenn zwei Zellen einander loslassen, verschwindet zufolge des Turgors auf einmal die Falte in den sekundären Schichten. Mit einem Ruck wird der einwärts gerichtete Teil der Zellwand ausgestülpt, wobei die primäre Wand zerreißt.

Derartige Querwände, wie ich oben beschrieben habe, fand ich bei *Spirogyra quadrata*. Bemerkenswert ist es, daß nicht alle Querwände die obenbeschriebene Besonderheit zeigen. In einem und demselben

Faden fand ich manchmal flache Querwände und Querwände mit Zellwandfalten durcheinander. Die Faltenbildung ist ein Merkmal, das oft von den Mutterzellen auf die Tochterzellen übergeht, aber nicht konstant ist. Das Merkmal ist erblich; die Anlage ist anwesend, kommt aber nicht immer zur Entwicklung.

Es interessierte mich, ob der Kern bzw. die Karyokinese Einfluß auf die Bildung der seitlichen Auswüchse ausübe oder die Ursache der Erscheinung sich im wandständigen Zytoplasma finde. Um diese Frage zu lösen, stellte ich den folgenden Versuch an. Durch Zentrifugieren der Spirogyrafäden trieb ich den Kern und das Chromatophor oder die beiden Chromatophoren in eins der Zellenden. In den Zellen, die im Begriff waren sich zu teilen, floß nach dem Zentrifugieren, wie unter normalen Bedingungen, Plasma mit Mikrosomen nach der Stelle, wo die Querwand entstehen müßte. Während in einem der Zellenden die Karyokinese stattfand, wurde ungefähr in der Mitte der Zelle die neue Querwand gebildet, nämlich da, wo sich vor dem Zentrifugieren der Kern



Fig. 4. *Spirogyra quadrata*, links normale Querwand, rechts nach Zentrifugieren gebildete Querwand.

befand. Beide Prozesse, die Kern- und die Zellteilung waren deshalb örtlich voneinander getrennt. An der primären Querwand entstanden, wie unter normalen Bedingungen, oft die seitlichen Auswüchse. Nur war der Auswuchs, der sich an der dem Kern zugewendeten Seite befand, etwas mehr entwickelt (Fig. 4, rechts).

Auf Grund dieses Versuches darf man nicht auf einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen der Bildung der Auswüchse und dem Kern oder der Karyokinese schließen. Die Fähigkeit, Querwände mit seitlichen Auswüchsen zu bilden, ist eine Eigentümlichkeit des Zytoplasmas, das sich unmittelbar an der Zellwandbildung beteiligt.

Durch äußere Reize verursachte Modifikationen.

Wenn Spirogyrafäden äußeren Reizen ausgesetzt sind, können allerlei Abweichungen entstehen. Ich will darum hier ein paar Modifikationen beschreiben, die auf derartige Weise entstanden sind. Nach dem Durchschneiden eines Spirogyrafadens kann man beobachten, daß

die unverletzten Zellen, die sich bei der Stelle, wo man den Faden durchgeschnitten hat, befinden, sich in mancher Hinsicht anders verhalten, als die Zellen, welche mehr von dieser Stelle entfernt sind. Nach dem Durchschneiden ändert sich die Stellung der Querwände, die sich in der Nähe des Schnittes befinden. Sie biegen sich nach der Stelle des Schnittes hin. Am stärksten biegt sich die Querwand der unverletzten Zelle, welche sich am nächsten bei dieser Stelle befindet; weniger biegen sich die folgenden Querwände. Es ist bekannt, daß Spirogyrafäden unter bestimmten Bedingungen, speziell unter dem Einfluß des Lichtes, sich biegen. Die Zellen an den Enden von Fädchen, welche aus einem Spirogyrafaden geschnitten worden sind, zeigen diese Erscheinung in viel höherem Maße als andere Zellen. Manchmal kann man an den Enden der Fädchen starke Biegungen, die sich über ungefähr 15 Zellen ausdehnen; beobachten. Weiter bemerkt man Abweichungen des Wachstums. Das Längenwachstum der Zellen an den Enden ist anfangs oft bedeutend stärker als dasjenige anderer Zellen und danach viel schwächer. Manchmal bemerkt man nur, daß das Längenwachstum schwächer ist. Immer kann man beobachten, daß die Kern- und Zellteilungen in den Zellen an den Enden weniger bald aufeinander folgen als in anderen Zellen, und im Zusammenhang hiermit sieht man, daß die Zellen eine größere Länge erreichen. Weiter bemerkt man noch, daß die Zellen an den Enden sich von andern durch kleinere Stärkeherde und blässere Chromatophoren unterscheiden.

Die Tabellen IX, X, XI und XII dienen dazu, das abweichende Wachstum der Zellen an den Enden zu erläutern. In der ersten Spalte sind die Nummern der Zellen angegeben. Z bedeutet die Zahl der Zellen, 1 Mutterzelle, 2 Tochterzellen, 3 eine Tochterzelle und zwei Enkeltochterzellen, 4 Enkeltochterzellen usw. zu verschiedenen Zeiten. In den Spalten D (Differenz) ist angegeben, wieviel Prozent die längere Seite einer Zelle oder ihrer Nachkommen, zusammen oder jedes für sich, länger ist als die kürzere Seite. W bedeutet Wachstum einer Zelle oder ihrer sämtlichen Nachkommen in Prozenten in 24 Stunden (Tabelle XI und XII) oder in vier Tagen (Tabelle IX und X). Die letzte Spalte (Tabelle IX und X) oder die beiden letzten Spalten geben das totale Wachstum (t W) an. Aus den in den Tabellen zusammengefaßten Angaben geht noch hervor, daß die Biegungen manchmal sehr stark sind, daß sie verschwinden können, daß sie bei verschiedenen Zellen sehr ungleich sein können und daß zwischen der Intensität des Wachstums und der Stärke der Biegung kein bestimmtes Verhältnis besteht.

Tabelle IX.

Nr.	14. Febr.	18. Febr.			22. Febr.			22. Febr.
	D	Z	D	W	Z	D	W	t W
1	1	1	6	41	2	41	92	171
2	1	2	18	73	3	31	85	221
3	0	2	18	84	4	8	89	248
4	1	2	18	62	4	2	95	217
5	2	2	17	69	8	0	105	246
6	0	2	9	57	8	2	114	235
7	0	2	8	60	6	1	113	240
8	0	2	3	49	4	1	112	215
9	0	2	4	57	4	2	96	206

Tabelle X.

Nr.	14. Febr.	18. Febr.			22. Febr.			22. Febr.
	D	Z	D	W	Z	D	W	t W
1	2	1	19	45	2	22	91	177
2	0	2	20	93	2	32	93	272
3	1	2	21	93	3	13	119	321
4	1	2	14	68	4	5	132	291
5	2	2	9	61	4	3	121	255
6	1	2	7	67	4	4	108	246
7	1	3	6	61	5	4	121	256
8	0	2	2	67	4	3	115	258
9	0	2	1	60	5	3	117	248

Ich will nicht versuchen, eine Erklärung der Erscheinungen, welche die Enden der Fadenstücke zeigen, zu geben. Dafür müssen ohne Zweifel viel mehr Versuche angestellt werden. Aus obigem geht aber hervor, daß ein äußerer Reiz, nämlich das Durchschneiden der Fäden, die Modifikationen der Zellen in den Enden der Fadenstücke veranlaßt.

Ein anderer Fall von Modifikation, der auch durch einen äußeren Reiz verursacht wird, betrifft den Chromatophoren. Durch Zentrifugieren kann man allerlei Abweichungen bei Spirogyren hervorrufen. Das Zentrifugieren muß während oder kurz vor der Zellteilung stattfinden. Es verursacht Versetzungen im Protoplasma und eine ungleiche Verteilung des Zellinhalts über die beiden Tochterzellen. Auf diese Weise kann man leicht Tochterzellen bekommen, die reich oder arm an Chro-

Tabelle

Nr.	23. Mai	24. Mai			25. Mai			26. Mai			27. Mai					
	D	Z	D	W	Z	D	W	Z	D	W	Z	D	W			
1	0	1	3	30	1	2	34	2	4	9	32	2	3	11	32	
2	0	1	13	31	2	5	7	32	2	13	19	48	2	16	12	36
3	0	1	13	36	2	11	16	38	2	16	20	40	2	16	13	29
4	2	1	17	32	2	4	8	33	2	18	15	41	2	12	6	25
5	0	1	20	32	2	14	11	29	2	10	11	41	2	5	3	28
6	2	1	17	24	2	5	10	31	2	7	9	38	2	3	3	26
7	0	1	13	21	2	10	7	38	2	9	0	35	2	4	1	26
8	0	1	17	25	2	5	7	35	2	9	7	35	2	5	3	29
9	0	1	2	18	2	2	5	36	2	7	7	36	2	3	1	31
10	2	1	2	18	2	3	5	35	2	8	5	38	2	0	1	31

Tabelle

Nr.	23. Mai	24. Mai			25. Mai			26. Mai			27. Mai					
	D	Z	D	W	Z	D	W	Z	D	W	Z	D	W			
1	0	1		176	1		9	1		11	1		10			
2	2	1	14	25	1	18	34	2	14	10	48	2	15	16	35	
3	0	1	27	31	2	29	31	35	2	18	23	54	2	21	14	32
4	0	1	13	22	2	22	24	40	2	20	11	45	2	12	12	32
5	0	1	10	20	2	18	10	32	2	6	9	47	2	10	9	32
6	0	1	9	22	2	12	11	36	2	7	6	43	3	8	0	28
7	0	1	4	14	2	13	5	34	2	8	5	39	3	2	3	29
8	0	1	3	16	2	8	12	32	2	7	7	40	2	3	5	30
9	0	1	2	16	2	10	0	36	2	3	4	39	2	6	3	27
10	2	1	0	16	2	5	2	34	2	2	5	34	2	3	1	28

matophoren sind¹⁾. Diese Zellen weichen auch sonst noch in mancher Hinsicht in entgegengesetztem Sinn von den normalen ab, nämlich hinsichtlich der Intensität des Längenwachstums, der Quantität der Stärke und der Länge der Zellen. Die Zellen, welche reich an Chromatophoren sind, wachsen schneller als normale, haben gewöhnlich größere Stärkeherde, teilen sich früher und werden nicht so lang wie die chromatophorenärmeren. Die Zellen, welche arm an Chromatophoren sind, wachsen

¹⁾ C. van Wisselingh, Zur Physiologie der Spirogyrazelle. Beihefte zum Botan. Centralblatt, Bd. XXIV (1908), Abt. I, S. 161 und 195.

XI.

28. Mai					29. Mai					30. Mai					28. Mai	30. Mai			
Z	D				W	Z	D				W	Z	D				W	t W	t W
2	1	20			25	2	2	2			15	2	3	4			13	278	393
3	21	20	16		26	4	3	6	3	3	13	4	3	1	1	1	11	337	451
4	13	15	6	6	24	4	0	7	0	2	18	4	2	3	0	0	13	324	432
4	16	13	10	13	23	4	1	2	2	0	16	4	3	2	0	4	15	280	406
4	14	14	9	8	27	4	2	0	2	2	19	4	1	0	3	0	15	289	431
4	8	8	7	4	26													256	
4	9	6	7	8	26													260	
4	10	10	9	6	28													275	
4	8	2	2	0	28													267	
4	2	2	4	4	27													266	

XII.

28. Mai			29. Mai			30. Mai			28. Mai	30. Mai									
Z	D		W	Z	D		W	Z	D		W	t W	t W						
2	3		14	2	1		11	2	2		8	321	404						
2	15	9	24	2	1	0	11	3	2	1	2	10	315	433					
4	18	15	11	11	27	4	1	0	0	0	13	4	2	1	1	12	359	482	
4	14	15	12	9	23	4	3	10	3	2	16	4	3	1	3	3	13	305	434
4	9	9	6	8	24	4	0	2	4	2	17	4	3	2	3	3	15	280	410
4	10	7	8	3	28													287	
4	7	2	5	0	27													248	
4	8	5	2	2	28													259	
4	2	5	0	2	30													261	
4	2	3	2	2	27													237	

langsamer als normale, haben meist kleinere Stärkerherde, teilen sich nicht so bald und werden länger als die chromatophorenreicheren. Allmählich nehmen die Verschiedenheiten zwischen den chromatophorenreicheren und chromatophorenärmeren Zellen ab und schließlich kann man beiderlei Zellen nicht mehr von den normalen unterscheiden. Siehe die Tabellen XIII, XIV, XV und XVI.

Die Tabellen XIII und XIV beziehen sich auf das Längenwachstum chromatophorenärmerer und -reicherer Zellen. Jedesmal werden in den Tabellen eine chromatophorenärmere und eine chromatophorenreichere Zelle, die aus ein und derselben Mutterzelle entstanden sind,

Tabelle XIII. Längenwachstum chromatophorenarmer und chromatophorenreicher Zellen.

Am 3. November zentrifugiert.

	8. Nov.	13. November			18. November			23. November			28. November		
	Z	Z	W	V	Z	W	V	Z	W	V	Z	W	V
a	1	2	33,9	1	2	36,5	1	2	37,5	1	4	21,9	1
r	1	2	63,4	1,87	3	57	1,56	4	56	1,49	6	29,4	1,34
a	1	2	32,5	1	2	34	1	2	38,1	1	3	19,8	1
r	1	2	54,6	1,68	4	69,2	2,04	4	56,2	1,48	7	29,2	1,47

Tabelle XIV. Längenwachstum chromatophorenarmer und chromatophorenreicher Zellen.

Am 27. April zentrifugiert.

	2. Mai	5. Mai			9. Mai			13. Mai			20. Mai		
	Z	Z	W	V	Z	W	V	Z	W	V	Z	W	V
a	1	1	11,5	1	2	79,3	1	4	73,7	1	8	166,2	1
r	1	2	23	2	4	109,8	1,38	8	98,8	1,34	16	197,5	1,19
a	1	1	7,6	1	2	59,8	1	4	58,7	1	8	131,3	1
r	1	2	19,6	2,58	4	90,4	1,51	8	74,8	1,27	16	163,3	1,24
a	1	1	17	1	1	60,9	1	2	44,6	1	4		
r	1	2	23,7	1,39	4	117	1,92	8	87,6	1,96	15		
a	1	1	5,4	1	2	63,3	1	4	55,6	1	8	127,7	1
r	1	2	28,4	5,26	4	134,9	2,13	8	101,7	1,83	21	175,8	1,38
a	1	1	16,3	1	2	50	1	2	54	1	7	121,2	1
r	1	2	40,6	2,49	4	141,5	2,83	8	112	2,07	22	175,7	1,45
a	1	1	8,3	1	2	53,8	1	2	62,1	1	5	102,2	1
r	1	2	45	5,42	8	148,9	2,77	15	110,1	1,77	30	178,5	1,75

und beider Nachkommen miteinander verglichen. Z bedeutet die Zahl der Zellen, 1 eine chromatophorenärmere oder -reichere Zelle, 2, 4 usw. die Zahl ihrer Nachkommen. W (Wachstum) bedeutet das Längenwachstum in Prozenten, V das Verhältnis des Längenwachstums der chromatophorenärmeren zu dem der chromatophorenreicheren Zellen; a und r bedeuten resp. chromatophorenärmere und -reichere Zellen.

Die Angaben zeigen das stärkere Längenwachstum und die größere Zahl der Zellteilungen bei den chromatophorenreicheren Zellen und weiter, daß bei Fortsetzung der Versuche die Verschiedenheit in der Intensität des Wachstums der chromatophorenärmeren und -reicheren Zellen abnimmt.

In der Tabelle XV werden chromatophorenärmere, normale (n) und chromatophorenreichere Zellen miteinander verglichen. Die Bedeutung der Buchstaben ist in Übereinstimmung mit der der vorigen Tabellen. Die normalen Zellen halten, was das Längenwachstum und die Kern- und Zellteilung betrifft, die Mitte zwischen den beiden anderen Zellen.

Die Tabelle XVI bezieht sich auf die Länge sich teilender chromatophorenärmerer und -reicherer Zellen. Die Länge ist angegeben in μ . Durch horizontale Striche sind die Angaben der Messungen an verschiedenen Tagen getrennt. Die Längenangaben der chromatophorenärmeren Zellen sind eingeklammert. Diese waren im allgemeinen die längeren. Wenn man Zellen vergleicht, welche sich an ein und demselben Tage teilten, so ergibt sich, daß die chromatophorenärmeren ohne Ausnahme die längeren waren.

Tabelle XV. Durchschnittliches Wachstum von chromatophorenarmen, normalen und chromatophorenreichen Zellen.

	2. Mai	5. Mai		9. Mai		13. Mai	
	Z	Z	W	Z	W	Z	W
a	6	6	10,8	11	61,3	18	58,1
n	6	10	26	20	72,1	40	74,5
r	6	12	30,1	28	123,6	55	97,6

Tabelle XVI. Länge sich teilender chromatophorenarmer und chromatophorenreicher Zellen,

gemessen vom 21. November bis am 8. Januar.

(184) — 122, 129 — 146, 146 — 135, 137, 138, 138 — 133, 133, 137, 140 — 142, 143, 145 — (153, 178) — 138, 141, 144, (156, 171) — 138, (172) — 144 — 128, 136 — 136, (179) — 142, 146, 163 — 152, 160, 169 — 147, 147, 147, 149 — 140, 142, 144, 145, 146, 148, 148, 158 — 140, 141, 153, 159 — 150, 150 — 152, 153 — 168 — 164 — 164 — (176) — (200)

Eine Abweichung aus unbekannter Ursache bei den Chromatophoren.

Eine Abweichung ganz anderer Art als die schon erwähnten wurde von mir bei *Spirogyra triformis* beobachtet. Sie betrifft den Chromatophoren. Unter normalen Bedingungen kommen in den Chromatophoren Stärkeherde vor. Ein Stärkeherd besteht aus einem Eiweißkristall, das von einer Anzahl Stärkekörnern umgeben ist. Wenn die *Spirogyra*-zellen viel Stärke bilden, kommen auch Stärkekörner an anderen Stellen in den Chromatophoren vor.

Einmal fand ich einen Spirogyrafaden, dessen Zellen neben normalen Chromatophoren ein Chromatophor besaßen, das keine Stärkeherde mit einem zentrischen Eiweißkristall, sondern nur einzelne Stärkekörner enthielt (Fig. 5, rechts). Bei der Zellteilung war diese Erscheinung augenscheinlich konstant von den Mutterzellen auf die Tochterzellen übergegangen. Ob man diese Erscheinung als eine Modifikation (Dauermodifikation) oder als eine Mutation betrachten muß, ist eine Frage, für deren Lösung ausgedehntere Untersuchungen erforderlich sind.

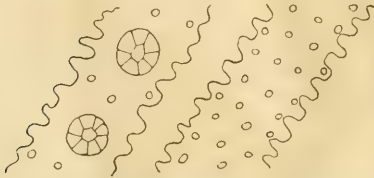


Fig. 5. Links normales und rechts abnormales Chromatophor (*Spirogyra triformis*).

Der Kern und die Karyokinese bei Spirogyra.

Bei den Modifikationen oder Abweichungen, welche ich jetzt behandeln werde, spielen die Kerne eine bedeutende Rolle und darum ist es erwünscht, daß ich kurz etwas über den Kern und die Kernteilung bei *Spirogyra* mitteile. Das Studium des Kerns und der Kernteilung bei *Spirogyra* hat zu vielen Meinungsverschiedenheiten Veranlassung gegeben. Was man besonders beachten muß, ist, daß der Kern bei *Spirogyra* eine sehr besondere Struktur hat und daß die Kernteilung bei den verschiedenen Spezies bedeutende Verschiedenheiten zeigt¹⁾.

¹⁾ C. van Wisselingh, Über den Nucleolus von *Spirogyra*. A. a. O. — Über Kernteilung bei *Spirogyra*. A. a. O. — Untersuchungen über *Spirogyra*. Bot. Zeit. 1902, Heft VI, S. 115. — Über abnormale Kernteilung. Bot. Zeit. 1903, Heft X/XII S. 215 u. f.

Wie schon oben erwähnt worden ist, kann man bei dem Kern die Kernwand, das Kerngerüst, den Kernsaft und ein oder zwei Kernkörperchen oder Nukleolen unterscheiden.

Was die Kernwand anbetrifft, bin ich zu dem Resultat gelangt, daß man sie als ein winziges Häutchen, das aus fester Substanz besteht, betrachten muß. Für diese Ansicht kann man verschiedene Gründe anführen, welche ich in meinem zehnten Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese ausführlich mitzuteilen hoffe.

Das Kerngerüst zeigt beim fixierten Material eine netzförmige Struktur. Die Knoten des Netzes sind Körnern oder Klümpchen ähnlich und sind durch feine Fädchen miteinander verbunden. Wie ich schon in meiner ersten Publikation über die Karyokinese bei *Spirogyra*¹⁾ erwähnt habe, darf man nicht annehmen, daß das Kerngerüst aus Chromatin und Linin zusammengesetzt ist. Daß irrtümlich ein derartiger Unterschied gemacht worden ist, wurde durch das partielle Entfärben der Kerne nach der Behandlung mit Farbstoffen veranlaßt. Bei den Kernen des protoplasmatischen Wandbelegs des Embryosacks von *Fritillaria* und *Leucojum* bin ich, was das Kerngerüst anbetrifft, zu demselben Resultat gelangt wie bei *Spirogyra*. In meinem zweiten Beitrag²⁾ zur Kenntnis der Karyokinese habe ich dies ausführlich mitgeteilt. Meine Ansicht, die damals mit der allgemein gangbaren Meinung im Widerspruch stand, findet allmählich Anhänger und Lundegård³⁾ ist selbst so weit gegangen, daß er die Namen Chromatin und Linin durch einen Namen, nämlich durch den Namen Karyotin oder Gerüstsubstanz, ersetzt hat, mit dem er die Substanz, aus welcher das Kerngerüst besteht, andeutet. Mit diesem neuen Namen wird natürlich kein einheitlicher chemischer Körper angedeutet. Die chemische Zusammensetzung dieses morphologisch sehr zusammengesetzten Naturprodukts ist unbekannt. Zwischen den Maschen des Kernnetzes befindet sich der Kernsaft.

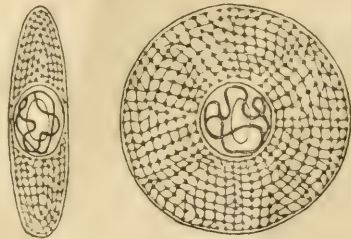


Fig. 6. Ruhender Kern, links im Querschnitt, rechts im Längsschnitt. Kernwand, Kerngerüst, Nukleolus mit Nukleolusfäden und Vakuole (*Spirogyra crassa*).

¹⁾ C. van Wisselingh, Über den Nucleolus von *Spirogyra*. A. a. O., S. 201.

²⁾ C. van Wisselingh, Über das Kerngerüst. Bot. Zeit., 57. Jahrg. (1899), Abt. II, S. 158 u. f.

³⁾ H. Lundegård, Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba*. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 4 (1910), S. 177.

In der Mitte des Kerns liegt das Kernkörperchen oder der Nukleolus; bisweilen enthält der Kern zwei Nukleoli. Der Nukleolus von *Spirogyra* ist sehr zusammengesetzt. Carnoy¹⁾ hat das schon betont. Er betrachtete den Nukleolus der *Spirogyra* als einen kleinen Kern in einem größeren Kern. Meine Untersuchungen über den Kern und die Karyokinese von *Spirogyra* haben alle immer zu dem nämlichen Resultat geführt. Bei dem Nukleolus kann man alle Bestandteile unterscheiden, die man bei dem Kern unterscheiden kann. Daß heutzutage, viele Dezennien nach Carnoy, einzelne Forscher wieder behaupten, der Nukleolus der *Spirogyra* sei andern Nukleolen vollkommen gleich, bedeutet einen großen Rückschritt.

Beim Nukleolus kann man eine Wand und einen Inhalt unterscheiden. Der wichtigste Teil des Inhalts ist ein Faden- oder Netzwerk, das man mit dem Kerngerüst vergleichen kann. Weiter enthält der Nukleolus eine flüssige Substanz, die der Substanz, aus welcher die Nukleolen höherer Pflanzen bestehen, entspricht. Und schließlich kann man im Nukleolus eine oder mehr Vakuolen, nämlich mit Flüssigkeit gefüllte Höhlungen, unterscheiden.



Fig. 7. Kernplatte, links in vertikaler Lage gesehen, rechts von der Fläche aus gesehen, mit 12 Chromosomen, zwei mit Nukleolusflächen am Rande der Kernplatte (*Spirogyra crassa*).

Bei verschiedenen *Spirogyraspezieen* habe ich die Kerne und die Karyokinese studiert und namentlich bei der Karyokinese Verschiedenheiten beobachtet. Zuerst will ich einige Mitteilungen über die Karyokinese bei *Spirogyra crassa* machen. Aus dem Kern entstehen 12 Chromosomen oder Kernfäden, die durch feine Plasmafäden miteinander verbunden sind und während der Metakinese einen platten Körper, die Kernplatte, bilden. Über verschiedene Prozesse, wie die Bildung der Kernspindel, welche aus dem Zytoplasma hervorgeht, während der Karyokinese den Kern umschließt und danach sich wieder im Zytoplasma auflöst, und über das Auflösen der Kernwand werde ich mich nicht verbreiten. Wohl muß ich den Nukleolus näher betrachten.

Beim Anfang der Karyokinese werden, während der Nukleolus eine unregelmäßige Gestalt annimmt, die zwei Fäden, die Nukleolusfäden, aus welchen bei *Spirogyra crassa* das Fadenwerk im Nukleolus zusammen-

¹⁾ A. Meunier, Le nucléole des *Spirogyra*. La Cellule, Vol. III, S. 374—390.

gesetzt ist, kürzer und dicker, und demzufolge kann man dann mit Gewißheit ihre Zahl bestimmen. Der Nukleolus scheint sich danach ganz aufzulösen, aber bei einer genauen Untersuchung zeigt es sich, daß die zwei Fäden, die Nukleolusfäden, aus welchen bei *Spirogyra crassa* das Fadenwerk im Nukleolus zusammengesetzt ist, sich nicht ganz auflösen. Zwei kleine Fädchen bleiben übrig. Jedes der beiden befindet sich an einem Ende eines Chromosoms und oft befinden sich beide, oder eins von ihnen zugleich am Rande der Kernplatte. Die Kernplatte mit den Chromosomen spaltet sich der Länge nach. Dies ist auch der Fall mit den Nukleolusfädchen. Die Kernplattenhälften weichen auseinander und bleiben durch die sich spaltenden Nukleolusfädchen zeitweilig miteinander verbunden. Wenn die Spaltungshälften dieser Fädchen einander loslassen, ziehen sie sich auf die beiden Kernplattenhälften zurück.

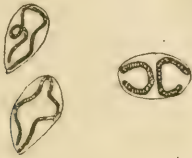


Fig. 8. Nukleolen beim Anfang der Karyokinese, links zwei aus einem Kern, jeder mit einem Nukleolusfaden, rechts Nukleolus mit zwei Nukleolusfäden aus einem andern Kern (*Spirogyra crassa*).



Fig. 9. Kernplattenhälften, durch die beiden Nukleolusfädchen noch verbunden (*Spirogyra crassa*).

Diese entwickeln sich zu den beiden Tochterzellen, die eine Wand bekommen. Aus den Chromosomen entsteht das Kerngerüst. In dem Kerngerüst erscheinen zahlreiche Massen, die aus flüssiger Substanz bestehen. Sie fließen zusammen und vereinigen sich schließlich um die beiden Nukleolusfädchen, die sich allmählich vergrößern. Bald fließen alle Massen zu einer Masse zusammen, in welcher die beiden Nukleolusfädchen liegen, bald zu zwei Massen, welche jede für sich eins der Nukleolusfädchen enthalten. Im ersteren Fall erhält der Kern einen Nukleolus, im letzteren zwei Nukleoli.

Bei *Spirogyra triformis* verläuft die Karyokinese auf ähnliche Weise wie bei *Spirogyra crassa*, aber ich fand auch Fäden, bei denen anstatt zwölf nur sechs Chromosomen aus dem Kerngerüst entstanden. An zwei dieser sechs Chromosomen befanden sich in der Kernplatte die beiden Nukleolusfädchen. In dem Material, das ich unter dem Namen *Spiro-*

gyra crassa empfangen hatte, und auch in dem Material, das ich unter dem Namen *Spirogyra triformis* beschrieben habe, fanden sich Fäden, bei denen in den Kernplatten statt großer Chromosomen eine Anzahl sehr kleiner länglicher Körperchen vorkamen. Die Kernplatte bildet in diesem Fall einen mehr oder weniger platten Körper. Die Körperchen liegen nebeneinander der Kernachse parallel. Sie sind durch feine Fädchen miteinander verbunden. Die zwei Fäden, die das Fadenwerk im Nukleolus oder in den beiden Nukleolen des ruhenden Kerns bilden, manifestieren sich in der Kernplatte als zwei winzige Fädchen.

Die Karyokineseform, welche ich bei *Spirogyra condensata* beobachtete, ist der Hauptsache nach der letzterwähnten Form ähnlich. Die Karyokinese bei *Spirogyra setiformis* und noch mehr die bei *Spirogyra dubia* weichen, was die Nukleolen betrifft, von der der obengenannten Spezies bedeutend ab.

Variationen bei den Nukleolen.

Ich habe untersucht, ob die Anwesenheit eines oder zweier Nukleolen im Kern ein Merkmal ist, das von den Mutterzellen auf die Tochterzellen übergeht. Ich bin zu dem Resultat gekommen, daß dies meistens der Fall ist und daß die Zahl der Nukleolen und die Lage der Nukleolusfädchen in der Kernplatte miteinander zusammenhängen¹⁾.

Der Nukleolus oder die Nukleoli liegen im Zentrum des Kerns und die Nukleolusfädchen befinden sich in der Kernplatte oft am Rand. Während der Karyokinese wandern deshalb die Nukleolusfädchen oft vom Zentrum nach dem Rand. Ist nur ein Nukleolus im Kern anwesend, dann befinden die Nukleolusfädchen sich in der Kernplatte oft beisammen. Enthält der Kern zwei Nukleolen, dann sind die Nukleolusfädchen in der Kernplatte meistens weit voneinander entfernt.

Die Spirogyrafäden enthalten gewöhnlich Zellenreihen mit Kernen mit einem und mit zwei Nukleolen. Es kommt mir vor, als ob hier eine sehr veränderliche Modifikation vorliege.

Einen Zustand, der zwischen Kernen mit einem und mit zwei Nukleolen die Mitte hält, bilden die Kerne mit einem zusammengesetzten Nukleolus oder zwei zusammenhängenden Nukleolen. Derartige Kerne kommen aber selten vor.

¹⁾ C. van Wisselingh, Über den Nucleolus von Spirogyra. A. a. O., S. 215 u. f.

Von viel größerer Konstanz als die Zahl der Nukleolen ist eine andere Erscheinung, die ich auch beim Nukleolus von *Spirogyra crassa* beobachtete¹⁾. Manchmal fand ich Spirogyrafäden, deren Kerne entweder nur einen Nukleolus oder einen Nukleolus gewöhnlicher Größe und einen sehr kleinen Nukleolus enthielten. Es zeigte sich, daß diese Erscheinung mit der Größe der beiden Nukleolusfäden zusammenhing. Der eine Nukleolusfaden ist groß oder hat eine normale Größe und der andere ist sehr klein. In der Kernplatte kann man den kleineren kaum nachweisen. Der größere Nukleolusfaden veranlaßt die Bildung eines großen Nukleolus und der kleinere die eines sehr kleinen Nukleolus, oder es bildet sich nur ein Nukleolus, der den größeren und kleineren Faden enthält.

Der Besitz eines sehr kleinen Nukleolusfadens ist ein erbliches und sehr konstantes Merkmal. Manchmal findet man sehr lange Spirogyrafäden, deren Kerne alle ohne Ausnahme einen kleinen Nukleolusfaden enthalten. Daraus folgt, daß die Erscheinung von einer einzigen Zelle auf Hunderte anderer Zellen übergegangen ist. Obschon die Erscheinung eines sehr kleinen Nukleolusfadens während einer Anzahl Zellengenerationen unverändert bleiben kann, glaube ich doch, daß man sie zu den Modifikationen (Dauermodifikationen) rechnen muß, denn manchmal fand ich Fäden, bei denen einige Variation in der Größe der Nukleolen auftrat, nämlich Fäden mit Zellenreihen, in welchen außer Kernen mit einem Nukleolus Kerne mit einem größeren und einem sehr kleinen Nukleolus vorkamen, und solche mit Zellenreihen, in denen außer Kernen mit einem Nukleolus Kerne mit zwei Nukleolen, die wenig an Größe verschieden waren, vorkamen.

Eine seltene Erscheinung bilden die Kerne mit einem Nukleolusfaden. Nur einmal habe ich einen Faden mit solchen Kernen untersucht²⁾, nämlich bei *Spirogyra triformis*. Ein jeder Kern dieses Fadens enthielt auffallenderweise nur je einen Nukleolus, was die Aufmerksamkeit auf sich zog. Nachdem die Abweichung auf die eine oder andere



Fig. 10. Nukleolusfädchen verschiedener Größe, links in zwei Nukleolen verschiedener Größe, rechts in einem Nukleolus, beim Anfang der Karyokinese (*Spirogyra crassa*).

¹⁾ C. van Wisselingh, Über den Nucleolus von *Spirogyra*. A. a. O., S. 213 und 214.

²⁾ C. van Wisselingh, Über Kernteilung bei *Spirogyra*. A. a. O., S. 373.

Weise entstanden ist, geht sie offenbar konstant von den Mutterzellen auf die Tochterzellen über. Wahrscheinlich muß man diese Abweichung als eine Mutation betrachten.

Die Riesenformen unter den Spirogyren.

Die merkwürdigsten Abweichungen, welche die Spirogyren zeigen, sind gewiß die Riesenformen, die bei verschiedenen Spezies zwischen den normalen Fäden vorkommen. Gerassimoff¹⁾ und ich selbst²⁾ haben diese Abweichungen schon mehrmals erwähnt. Die Abweichungen kommen sowohl in der Natur als in Kulturen vor. Merkwürdig ist es, daß man sie auf verschiedene Weise, durch Abkühlung, durch Einwirkung von Anaestheticis und durch Zentrifugieren hervorrufen kann.

Bei höheren Pflanzen sind auch wiederholt Riesenformen beobachtet worden. Viele Forscher haben sie studiert und ausführlich beschrieben. Im allgemeinen sind sie als Mutationen betrachtet worden, und viele Hypothesen sind erdacht worden, um ihren Ursprung zu erklären. Gelöst ist diese interessante Frage aber nicht, denn in keinem Fall hat man bei höheren Pflanzen von Anfang an das Entstehen einer Riesenform beobachten können.

Ganz anders ist es bei *Spirogyra*; von Anfang an kann man beobachten, wie die Riesenformen in Kulturen und in der Natur entstehen und auf künstlichem Wege kann man sie hervorrufen. Auf die Riesenformen unter den Spirogyren hat man bis jetzt noch nicht in dem Maße die Aufmerksamkeit gerichtet, wie sie verdienen, denn sie

¹⁾ J. J. Gerassimoff, Über die Copulation der zweikernigen Zellen bei *Spirogyra*. Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou, 1897, S. 484. — Über die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou, 1892, S. 109. — Über ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten. (Zur Physiologie der Zelle.) Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou, 1896, S. 477. — Über die Lage und die Funktion des Zellkernes. Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou, 1899, S. 220. — Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou, 1901, S. 185. — Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. für allgem. Physiologie, 1. Bd. (1902), 3. Heft, S. 220. — Über die Größe des Zellkerns. Beihefte zum Botan. Centralblatt, Bd. XVIII (1904), Abt. 1, Heft 1, S. 45. — Zur Physiologie der Zelle. Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou, 1904, S. 1.

²⁾ C. van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. A. a. O., S. 201. — Zur Physiologie der *Spirogyra*-zelle. A. a. O., S. 133. — Über den Nachweis des Gerbstoffes in der Pflanze und über seine physiologische Bedeutung. Beihefte zum Botan. Centralblatt, Bd. XXXII (1914), Abt. 1, S. 208.

sind den Riesenformen der höheren Pflanzen, die in so hohem Maße das Interesse erregt haben, vollkommen gleichwertig. Betrachtet man letztere als Mutationen, so muß man auch die Riesenformen der Spirogyra als Mutationen betrachten.

In der Natur kommen unter den Spirogyrafäden, die bei den verschiedenen Spezies an Dicke wenig verschieden sind, manchmal Fäden vor, die beträchtlich dicker sind. Gerassimoff hat entdeckt, wie solche Fäden entstehen. Er fand bisweilen Fäden, von denen ein Teil dicker war, und am einen Ende dieses dickeren Teils eine kernlose Zelle. Er fand, daß es manchmal bei der Kernteilung vorkam, daß nicht jede Tochterzelle einen Kern erhielt, sondern daß die beiden Tochterkerne in die eine Tochterzelle übergingen und daß die andere keinen Kern erhielt. In der zweikernigen Tochterzelle stellten die Kerne sich in der Äquatorialebene einander gegenüber. Durch Teilung kann aus einer derartigen Tochterzelle ein Faden entstehen, der aus zweikernigen Zellen besteht, deren Kerne immer in der Äquatorialebene einander gegenüber gestellt sind.

Besonders merkwürdig ist, daß die zweikernigen Zellen die Neigung haben dicker zu werden, so daß eine Reihe zweikerniger Zellen sich gewöhnlich bald durch größere Dicke von dem übrigen Teil des Fadens unterscheidet.

Es gelang Gerassimoff auch dicke Fäden auf künstlichem Wege hervorzurufen, nämlich dadurch, daß er während der Kern- und Zellteilung eine Zelle zeitweilig abkühlte oder der Einwirkung von Anaesthetis aussetzte. Hierdurch wurde eine Verschiebung der Kernfigur verursacht, was die Bildung einer zweikernigen und einer kernlosen Zelle zur Folge hatte. Außer dicken Fäden, die aus zweikernigen Zellen bestanden, erhielt Gerassimoff durch Abkühlung oder Einwirkung von Anaesthetis auch dicke Fäden, die aus Zellen mit einem großen Kern bestanden.

Im Zusammenhang mit verschiedenen Fragen habe ich wiederholt den Einfluß verschiedener chemischer Körper auf Spirogyren studiert¹⁾; auch habe ich aus den durch Zentrifugieren hervorgerufenen Abweichungen ein Studium gemacht²⁾. Beim Studium der vielen Abweichungen, die

¹⁾ C. van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. A. a. O. — Über den Nachweis des Gerbstoffes in der Pflanze und über seine physiologische Bedeutung. A. a. O.

²⁾ C. van Wisselingh, Zur Physiologie der Spirogyrazelle. A. a. O.

ich in den lebendigen Zellen entstehen sah, beachtete ich namentlich die Kernteilung, welche ich soviel wie möglich an den lebendigen Objekten selbst sowie auch am fixierten Material mittels Reagenzien und Farbstoffen studierte. Ich will die Abweichungen, sofern sie für ein gutes Verständnis der verschiedenen Riesenformen nötig sind, besprechen.

Alle abnormalen Zellen, die nach der Einwirkung chemischer Körper und nach dem Zentrifugieren entstehen, sind die Folge von Abweichungen im Kern- und Zellteilungsprozeß, die durch einen Reiz oder durch eine Störung verursacht werden. Manchmal verläuft die Mitose oder Karyokinese abnormal; manchmal ist die Zellteilung, also die Querwandbildung, unvollkommen oder abweichend.

Einige Forscher haben gemeint, daß sie durch Einwirkung von Anaestheticis bei *Spirogyra* die Mitose zum Stehen bringen und Amitose hervorrufen könnten. Ich muß mit der größten Entschiedenheit gegen diese irrige Ansicht Einspruch erheben. Es gibt überhaupt keinen Grund für die Annahme, daß bei *Spirogyra* Amitose beobachtet worden ist. Bei Wiederholung der diesbezüglichen Versuche hat es sich gezeigt, daß die unvollständige Untersuchung ziemlich kleiner Abweichungen der Mitose die irrigen Folgerungen über das Auftreten von Amitosen veranlaßt haben.

Die Abweichungen, die ich bei der Mitose der *Spirogyra* beobachtet habe, veranlassen allerlei Kernfiguren, die denen, welche man bei verschiedenen Pflanzen beobachtet und als Amitosen beschrieben hat, vollkommen ähnlich sind. Die Bildung dieser Kernfiguren hat man aber nicht am lebendigen Objekt beobachten können, weil die Objekte, die man untersucht hat, sich dafür nicht eignen. Nur vereinzelte Beobachtungen am fixierten Material liegen vor.

Ganz anders sind die Bedingungen bei *Spirogyra*, wo man die Kernteilung vom Anfang bis zum Ende am lebendigen Objekt beobachten kann. Wenn man auf diese Weise die abnormalen Kernteilungsprozesse bei *Spirogyra* studiert, kommt man zum Schluß, daß von Amitose nicht die Rede sein kann. Auf diesen Grund hin habe ich früher angenommen, daß der Nachweis für das Vorkommen von Amitosen im Pflanzenreich nicht geführt worden ist. Ich werde mich auf diese Frage nicht weiter einlassen, nur will ich betonen, daß beim Entstehen der Abweichungen in den *Spirogyra*-Fäden Amitosen nicht im Spiel sind, wohl aber allerlei Abweichungen der Mitose und der Zellteilung.

Bei den abnormalen *Spirogyra*-zellen, die abnormaler Karyokinese und abnormaler Querwandbildung oder einem Ausbleiben der Querwand-

bildung zufolge entstehen, kann man zwei Fälle unterscheiden. Die Eigenschaften, welche die neuen Zellen erhalten, gehen nicht konstant auf alle ihre Nachkommen über, oder aus einer abnormalen Zelle entstehen Reihen von Zellen, die alle dieselbe Abweichung oder Abweichungen zeigen. Im ersteren Fall gehen die abnormalen Zellen zugrunde oder veranlassen die Bildung anderer Zellen, welche zugrunde gehen, und bisweilen auch von Zellen, welche den normalen ähnlich sind und sich auf die gewöhnliche Weise vermehren.

Abnormale Karyokinese, die mit Abweichungen bei der Querwandbildung verbunden ist, kann die Bildung sehr abnormaler Zellen mit sehr abnormalen Kernen verursachen. Sie veranlaßt unter anderem das Entstehen von Riesenkernen und sogenannten zusammengesetzten Kernen, wie z. B. von zwei Kernen, die durch ein Zwischenstück miteinander verbunden sind, und von Kernen mit Anhängen.

Wenn die Karyokinese nicht zu einer Teilung in zwei Tochterkerne führt, sondern zur Bildung eines Riesenkerns, so enthält dieser Kern alles in doppelter Quantität. Das Kerngerüst ist in doppelter Quantität anwesend und nicht zwei, sondern vier Nukleolusfäden sind vorhanden. Im Zusammenhang hiermit wechselt die Zahl der Nukleolen von 1 bis einschließlich 4, während sie in normalen Kernen 1 oder 2 ist. Wenn ein Riesenkern Karyokinese erfährt, bilden sich die Chromosomen in doppelter Zahl, z. B. 12 anstatt 6, und wenn eine folgende Karyokinese die Entstehung eines neuen Riesenkerns, der doppelt so groß, wie der vorige ist, veranlaßt, so wird dieser während der Karyokinese eine vierfache Zahl von Chromosomen haben. Daß die Entstehung von Riesenkernen die Folge abnormaler Karyokinese ist, geht aus einem vergleichenden Studium aller Einzelheiten des normalen und des abnormalen Prozesses hervor.

Wie oben schon erwähnt, können außer einfachen Riesenkernen allerlei zusammengesetzte Kerne entstehen. Auch kann es vorkommen, daß während der Karyokinese die Kerne in mehrere Fragmente auseinanderfallen, die sich zu größeren und kleineren Kernen entwickeln, eine Erscheinung, die ich bei der Karyokinese der Riesensterne oft beobachtet habe. Es ist merkwürdig, daß unter diesen Kernen solche vorkommen, die sehr abnormale Nukleolen enthalten, nämlich keine normalen Spirogyranukleolen, das heißt, keine Nukleolen, die man als kleine Kerne in Kernen betrachten muß, sondern in ziemlich großer Zahl andere kleinere Nukleolen ohne Nukleolusfäden. Diese Nukleolen sind denen der höheren Pflanzen sehr ähnlich. Wenn in einem Kern der

in Entwicklung begriffen ist, ein oder mehr Nukleolusfäden vorkommen, können höchstens gleichviel Spirogyrennukleolen entstehen. Wenn in einem solchen Kern kein Nukleolusfaden vorhanden ist, entstehen zahlreiche kleine Nukleolen, wie sie bei höheren Pflanzen vorkommen. Bei zusammengesetzten Kernen können sogar Anhänge, die zahlreiche derartige kleine Nukleolen enthalten, vorkommen, während die Hauptmasse normale Spirogyrennukleolen hat.

Wie oben erwähnt, ist abnormale Karyokinese oft mit abnormaler Querwandbildung verbunden. Die Karyokinese der Riesenkerne ist manchmal mit der Bildung von zwei und selbst drei Querwänden verbunden. Die Verteilung des Kernes über die Tochterzellen bietet dabei allerlei Variationen dar, so daß allerlei abnormale Fälle sich ereignen können. Abnormale Karyokinese und unvollkommene Querwandbildung veranlassen manchmal allmählich die Bildung außerordentlich großer Zellen, die viel länger und dicker als normale sind und wohl 12 Kerne, normale und bisweilen auch abnormale, enthalten können. Solche abnormalen Zellen und viele andere abnormale Zellen können nicht durch Vermehrung ihre abweichenden Eigenschaften auf Tochterzellen übertragen.

Manchmal kommen unter den Nachkommen der abnormalen Zellen auch Zellen vor mit einem normalen Kern und mit einer normalen Quantität Chromatophoren. Solche Zellen veranlassen die Bildung normaler Zellenreihen.

Wenn Karyokinese stattfindet und die Querwandbildung ausbleibt, können zweikernige Zellen entstehen, und wenn die Karyokinese sich wiederholt und die Querwandbildung wieder ausbleibt, vierkernige. Die Kerne, die ein normales Aussehen haben, liegen in der Längsachse der Zelle. Die Zellen sind länger als die normalen, aber nicht dicker. Einmal habe ich in einer Kultur sehr schön das Auftreten solcher zwei- und vierkernigen Zellen gesehen¹⁾ und später ist es mir durch Präzipitation des Gerbstoffes vor dem Beginn der Kern- und Zellteilung gelungen, die Erscheinung auf künstlichem Wege hervorzurufen²⁾.

Wenn später in den obenerwähnten zweikernigen Zellen die Karyokinese wieder mit normaler Querwandbildung verbunden ist, bringt jede zweikernige Zelle drei Zellen hervor, eine zweikernige, die der Mutter-

¹⁾ C. van Wisselingh, Über mehrkernige Spirogyrazellen. Flora, 87. Bd. (1906), S. 378.

²⁾ C. van Wisselingh, Über den Nachweis des Gerbstoffes in der Pflanze und über seine physiologische Bedeutung. A. a. O.

zelle ähnlich ist, und zwei einkernige, die den normalen Zellen ähnlich sind. Die Abweichung bleibt also, und neben ihr entstehen Zellen mit einem normalen Aussehen.

Wie oben erwähnt, kann abnormale Karyokinese die Entstehung von Riesenformen unter den Spirogyren veranlassen, das heißt von Fäden, die aus Zellen bestehen, die beträchtlich dicker sind als die normalen, sich vermehren und ihre Eigenschaften konstant auf ihre Nachkommen übertragen.

Gerassimoff verursachte durch Abkühlung und durch Einwirkung von Anaestheticis eine zeitweilige Hemmung der Karyokinese, was die Bildung von Riesenformen veranlaßte. Später habe ich nachgewiesen, daß Zentrifugieren eine sehr geeignete Methode ist, um Riesenformen zu erhalten.

Wenn kurz vor der Kern- und Zellteilung der Kern und die Chromatophoren durch Zentrifugieren an eine der Querwände gedrückt werden, findet danach in der einen Zellhälfte Karyokinese und an der normalen Stelle Querwandbildung statt. Demzufolge bekommt man eine Tochterzelle mit zwei Tochterkernen und der ganzen Chromatophorenmasse und eine kernlose, chromatophorenfreie Zelle. Wenn während der Karyokinese das Zentrifugieren stattfindet, gehen danach die Karyokinese und die Querwandbildung weiter. Statt einer chromatophorenfreien Zelle kann man auch eine kernlose Zelle erhalten, die eine größere oder kleinere Quantität der Chromatophoren enthält. Die kernlosen Zellen gehen gewöhnlich nach einigen Wochen zugrunde.

In den zweikernigen Zellen stellen die Kerne sich in der Äquatorialebene einander gegenüber. Wenn die Kern- und Zellteilung sich wiederholen, entstehen zweikernige Tochterzellen, Enkeltochterzellen usw. Die zweikernigen Zellen werden allmählich bedeutend dicker als die normalen Zellen, was mit der Lage der beiden Kerne zusammenhängt. Anstatt einer zweikernigen Zelle bekommt man manchmal nach dem Zentrifugieren, weil die Karyokinese nicht zu einer Verteilung der Kernmasse führt, eine Zelle mit einem Riesenkern, das heißt mit einem Kern doppelter Größe. Auch solche Zellen werden dicker als die normalen und können ihre Eigenschaften konstant auf ihre Nachkommen übertragen.

Bei den dicken zweikernigen Zellen kann der Kern- und Zellteilungsprozeß manchmal veranlassen, daß aus einer zweikernigen Zelle eine dreikernige und eine einkernige entstehen. In den dreikernigen Zellen stellen die Kerne sich oft in der Äquatorialebene in gleicher Ent-

fernung voneinander auf. Aus derartigen dreikernigen Zellen können durch Vermehrung lange Reihen dreikerniger Zellen entstehen, die noch dicker als die zweikernigen sind.

Durch Zentrifugieren versuchte ich aus den zweikernigen Zellen vierkernige zu bekommen, was auch gelang, aber die vier Kerne nahmen nicht alle eine Stelle in der Äquatorialebene ein, und es gelang demzufolge nicht, Reihen von vierkernigen Zellen zu erhalten.

Außer den drei genannten Typen von Riesenzellen, dicken Zellen mit zwei Kernen, mit einem Riesenkern und mit drei Kernen, gibt es wahrscheinlich noch andere Riesenzellen, die sich vermehren und ihre Merkmale auf ihre Nachkommen übertragen können. Einmal fand ich z. B. in einem Spirogyrafaden drei dicke Zellen hintereinander, die vermutlich durch sukzessive Kern- und Zellteilung aus einer abnormalen Zelle entstanden waren. Jede dieser Zellen hatte drei Kerne, die sich in der Äquatorialebene befanden und von denen zwei Kerne normale Spirogyrennukleolen hatten und ein Kern zahlreiche kleine Nukleolen enthielt.

Von großer Bedeutung für die Kenntnis der Riesenformen unter den Spirogyren sind die Versuche Gerassimoffs über Kopulation¹⁾. Er ließ normale, zweikernige und großkernige Zellen kopulieren und auch normale mit zweikernigen und großkernigen, und in allen Fällen gelang es ihm, Zygoten, welche keimten, zu erhalten. In dem zweiten und dritten Fall waren die Zygoten groß, und die aus demselben hervorgegangenen Spirogyrafäden dick. In diesen beiden Fällen hatte jede Zelle einen großen Kern. In den beiden letztgenannten Fällen hatten die Zygoten, die aus denselben hervorgegangenen Fäden und die Kerne ihrer einkernigen Zellen eine Größe, die die Mitte zwischen dem ersten und dem zweiten und dritten Fall hielt.

Bei der Vermehrung durch Kopulation gehen, wenn die Zellen einkernig sind, alle besonderen Merkmale der Riesenformen auf ihre Nachkommen über, nicht aber, wenn die Zellen zweikernig sind. Die Zweikernigkeit bleibt nicht beibehalten, aber die wichtigsten Merkmale, nämlich die größere Dicke der Fäden und die größere Quantität der Kernmasse, gehen auf die Nachkommen über. Wenn die kopulierenden Zellen zweikernig sind, bestehen die Fäden, welche die Zygoten hervorbringen, aus Zellen, die statt zwei Kerne gewöhnlicher Größe einen Riesenkern haben.

¹⁾ J. J. Gerassimoff, Über die Kopulation der zweikernigen Zellen bei Spirogyra. A. a. O.

Über die Frage, ob die Riesenformen Mutationen sind.

Ich werde jetzt darlegen, wie man das Auftreten von dicken Spirogyrafäden in der Natur und in Kulturen im Zusammenhang mit der Erblchkeitslehre auffassen muß. Im allgemeinen hat man bis jetzt die Spirogyren im Zusammenhang mit den Erblchkeitsproblemen noch wenig beachtet. In einer Publikation von Jollos¹⁾ wird aber die oben gestellte Frage behandelt und beantwortet.

Jollos weist darauf hin, daß man die Mutationen oft mit Dauermodifikationen verwechselt hat und kommt, was Spirogyra anbetrifft, zu dem Schluß, daß man die Zweikernigkeit als eine Dauermodifikation betrachten muß. Er gibt an, es sei im vorliegenden Fall ohne weiteres klar, daß die Erbanlagen in keiner Weise beeinflußt worden seien. Die Spirogyrazelle kann nach diesem Forscher die ihr einmal aufgezwungene Veränderung im Verlaufe ihrer vegetativen Vermehrung nicht wieder ausgleichen. Bei der Befruchtung aber kommen nach Jollos die erblich fixierten Anlagen zur Geltung, und geht demgemäß die aufgezwungene Doppelkernigkeit bei der Kopulation sofort wieder verloren.

Mit den von Jollos für seine Ansicht angeführten Gründen bin ich nicht einverstanden. Jollos beachtet nur die Zweikernigkeit der Spirogyrazellen, eine Eigenschaft, die nicht die wichtigste ist. Von größerer Bedeutung ist die doppelte Quantität Kernmasse, die sich in einem großen oder in zwei Kernen gewöhnlicher Größe befindet. Diese Eigenschaft geht bei der Befruchtung oder Kopulation nicht verloren. Auch andere Eigenschaften der Zellen bleiben bei der Kopulation beibehalten, nämlich die größeren Dimensionen der Zellen und im Zusammenhang hiermit die größere Dicke der Fäden und die größere Quantität des Zytoplasmas und der Chromatophoren. Daß in diesem Fall nur eine aufgezwungene Eigenschaft vorliege, die bei der Kopulation verloren gehe, kann ich nicht zugeben. Im Gegenteil zeigen die Zellen verschiedene besondere Eigenschaften, die sowohl bei der vegetativen Vermehrung als bei der Kopulation konstant auf die Nachkommen übergehen. Wenn großkernige, dicke Spirogyrafäden, die auf vegetativem Wege aus normalen Fäden entstanden sind, kopulieren, bleiben selbst alle besonderen Eigenschaften beibehalten.

Hier liegt eine Abweichung oder vielmehr eine Kombination von Abweichungen vor, die sich bei einigen Individuen eines Stammes zeigt,

¹⁾ V. Jollos, Über Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. A. a. O., S. 31 u. f.

durch einen äußeren Reiz verursacht werden kann, auf vegetativem Wege entsteht und sowohl bei der vegetativen Vermehrung als bei der Befruchtung oder Kopulation erblich ist. Stellt man sich auf den Standpunkt der gegenwärtigen Erbliehkeitslehre und beachtet man was de Vries¹⁾, Baur²⁾, Beijerinck³⁾ und auch Jollos⁴⁾ selbst unter Mutation verstehen, so muß man die Riesenformen der Spirogyren bestimmt als Mutationen betrachten.

Die Riesenformen bei höheren Pflanzen.

Es ist eine wichtige Frage, ob das Vorkommen von Riesentypen bei Spirogyra eine Erscheinung ist, die vollkommen identisch ist mit dem Vorkommen von Riesentypen bei höheren Pflanzen. Darum müssen wir jetzt betrachten, was von letzteren zu unserer Kenntnis gekommen ist. Sie sind wiederholt beobachtet und ausführlich untersucht und beschrieben worden.

Der berühmteste Riesentypus rührt von *Oenothera Lamarckiana* her und ist die überall bekannte *Oenothera gigas*. Dieser Riesentypus ist in den Kulturen von Hugo de Vries⁵⁾ aus durch Selbstbestäubung von *Oenothera Lamarckiana* gewonnenen Samen entstanden. Nach de Vries⁶⁾ ist *Oenothera gigas* in seinen Kulturen die schönste, aber seltenste neue Art. Während die meisten neu auftretenden Formen schwächer sind als die Mutterart, ist sie in fast jeder Hinsicht kräftiger, größer, schwerer gebaut.

Miß Lutz⁷⁾ entdeckte die merkwürdige Tatsache, daß *Oenothera gigas* bei ihren Kernteilungen doppelt so viele Chromosomen aufweist als ihre Mutterart *Oenothera Lamarckiana*. Während die diploide Chromosomenzahl von *Oenothera Lamarckiana* 14 ist, fand Miß Lutz in den Wurzelspitzen von *Oenothera gigas* 28 (bisweilen 29) Chromo-

¹⁾ Hugo de Vries, Die Mutationstheorie, 1901, 1. Bd., S. 174.

²⁾ E. Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 2. neubearb. Aufl., 1914, S. 280.

³⁾ M. W. Beijerinck, Mutation bei Mikroben. A. a. O., S. 7.

⁴⁾ V. Jollos, Über Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. A. a. O., S. 15 und 16.

⁵⁾ Hugo de Vries, Sur l'origine d'une nouvelle espèce végétale. Compt. rend. des séances de l'acad. des sciences, juillet 1900.

⁶⁾ Hugo de Vries, Die Mutationstheorie, 1901; 1. Bd., S. 225.

⁷⁾ Anne M. Lutz, A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana* and one of its mutants *Oenothera gigas*. Science, N. S., Bd. 26 (1907), S. 151.

somen. Die Entdeckung von Miß Lutz wurde von Gates¹⁾, der die Pollenmutterzellen von *Oenothera gigas* untersuchte, bestätigt. Die zytologische Untersuchung brachte auch ans Licht, daß nicht nur die verschiedenen Teile der Pflanze, sondern daß auch die verschiedenen Zellen bei *Oenothera gigas* größer waren als bei *Oenothera Lamarckiana*²⁾.

Später haben Miß Lutz³⁾ und Stomps⁴⁾ Riesenformen mit 21 Chromosomen gefunden (*Oenothera semigigas*), die aus *Oenothera Lamarckiana* und aus einem ihrer Mutanten, *Oenothera lata*, entstanden waren. Die anderen Typen, die aus *Oenothera Lamarckiana* hervorgegangen sind, haben meist, wie *Oenothera Lamarckiana* selbst, 14 Chromosomen; bei *Oenothera lata* fand Miß Lutz⁵⁾ aber 15 Chromosomen.

Durch Kreuzung von *Oenothera gigas* mit *Oenothera Lamarckiana* erhielt Geerts⁶⁾ Bastarde mit 21 Chromosomen. In den folgenden Generationen aber lief diese Zahl auf 14 zurück, obschon die Bastarde den Gigastypus beibehalten hatten. Bei den Nachkommen von triploiden Önotheren können nach den Untersuchungen von Geerts⁷⁾, Gates⁸⁾, Lutz⁹⁾ und Stomps¹⁰⁾ die Chromosomenzahlen von 14 bis einschließlich 28 abwechseln.

Außer *Oenothera Lamarckiana* gibt es, wie Stomps¹¹⁾ und

¹⁾ R. R. Gates, The chromosomes of *Oenothera*. Science, N. S., Bd. 27 (1908), S. 193.

²⁾ R. R. Gates, The stature and chromosomes of *Oenothera gigas* de Vries. Archiv für Zellforschung, 3. Bd. (1909), S. 527. — Bradley Moore Davis, Cytological studies on *Oenothera*. III. A comparison of the reduction divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *Oenothera gigas*. Annals of Botany, vol. XXV, No. C, Oct. 1911, S. 958.

³⁾ Anne M. Lutz, Triploid mutants in *Oenothera*. Biol. Centralbl., Bd. 32 (1912), S. 385.

⁴⁾ Theo J. Stomps, Die Entstehung von *Oenothera gigas* de Vries. Ber. dtsh. bot. Ges., Bd. 30 (1912), S. 416.

⁵⁾ Anne M. Lutz. A. a. O. (1912), S. 416.

⁶⁾ J. M. Geerts, Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. Ber. dtsh. bot. Ges., Bd. 29 (1911), S. 160.

⁷⁾ J. M. Geerts, Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. Ber. dtsh. bot. Ges., Bd. 29 (1911), S. 160.

⁸⁾ R. R. Gates, The mutation factor in evolution, with particular reference to *Oenothera*, 1915, S. 133.

⁹⁾ Anne M. Lutz. A. a. O. (1912), S. 385.

¹⁰⁾ Theo J. Stomps, Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den *Oenotheren*. Biol. Centralbl., Bd. 36, Nr. 4, April 1916, S. 129.

¹¹⁾ Theo J. Stomps, Mutation bei *Oenothera biennis* L. Biol. Centralbl., Bd. 32, Nr. 9, Sept. 1912, S. 521.

Bartlett¹⁾ nachgewiesen haben, noch andere *Oenothera*-Spezies, aus denen Riesenformen hervorgehen können.

Gregory²⁾ hat eine Riesenform von *Primula sinensis* beschrieben, die 48 statt 24 Chromosomen hatte, und außerdem auch noch Riesenformen, bei denen die Chromosomenzahl nicht größer war als die normale, nämlich 24. Die Chromosomen, Kerne und Zellen schienen bei letzteren aber größer als bei den normalen Pflanzen zu sein.

Besondere Bedeutung haben die von Winkler³⁾ beschriebenen Riesenformen *Solanum nigrum* und *Solanum Lycopersicum*. Sie sind nämlich nicht auf geschlechtlichem Wege aus Samen, sondern auf vegetativem Wege durch Keilpfropfung entstanden. Winkler setzte einen abgeschnittenen Sproß durch Keilpfropfung auf den Stamm, von dem der Sproß abgeschnitten war. Dann ließ er die Gewebe zusammenheilen, dekapitierte wieder und wartete, bis aus dem Kallus, der an der Verwachsungsgrenze entstanden war, Adventivsprossen austraten. Unter der großen Menge meist normaler Sprossen fielen einige mit Riesenwuchs auf.

Die Chromosomenzahlen dieser Riesen wurden sowohl an Reduktionsteilungen der Pollenmutterzellen wie an somatischen Mitosen geprüft. *Solanum Lycopersicum gigas* besaß 24 resp. 48 und *Solanum nigrum gigas* 72 resp. 144 Chromosomen, also das Doppelte ihrer Stammformen. Es ist merkwürdig, daß bei diesen Riesenformen nicht nur die Chromosomenzahl doppelt so groß ist als die normale, sondern daß auch die Zellen und Chloroplasten größer als die ihrer Stammformen sind.

Sehr interessant sind auch die Untersuchungen von Él. und Ém. Marchal⁴⁾ über Aposporie bei den Moosen, durch welche die Chromosomenzahl bei den Sporophyten und Gametophyten verdoppelt wird. Ein vergleichendes Studium der homologen Organe der Gametophyten mit

¹⁾ H. H. Bartlett, The mutations of *Oenothera stenomeres*. Amer. Journ. of Bot., Bd. 2 (Feb. 1915), S. 100. — An account of the cruciate-flowered *Oenotheras* of the subgenus *Onagra*. Amer. Journ. of Bot., Bd. 1 (May 1915). — Additional Evidence of mutation in *Oenothera*. Bot. Gaz., Bd. 59, S. 143.

²⁾ R. P. Gregory, Note on the Histology of the Giant and Ordinary Forms of *Primula sinensis*. Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, Vol. 15 (1910), S. 239. — On the Genetics of Tetraploid Plants in *Primula sinensis*. Proceedings of the Royal Soc. of London, B. Vol. 87 (1914), S. 484.

³⁾ H. Winkler, Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Botanik, Bd. 8 (1916), S. 417.

⁴⁾ Él. et Ém. Marchal, Aposporie et sexualité chez Mousses. Bull. de l'acad. royale de Belgique. Cl. des Sc., 1909, S. 1249 und 1911, S. 750.

1n, 2n und 4n Chromosomen und der Sporophyten mit 2n und 4n Chromosomen führte zu dem Schluß, daß die Größe der Kerne und Zellen in geradem Verhältnis zu den Chromosomenzahlen steht, und daß diese Vergrößerung der Zellen eine Vergrößerung bestimmter Organe, speziell der Geschlechtsorgane, veranlaßt.

Die oben erwähnten Riesenformen gehören zu den bekanntesten und wichtigsten.

Die Ansichten über die Entstehung der Riesenformen bei höheren Pflanzen.

Hugo de Vries¹⁾ hält *Oenothera gigas* für das Produkt einer progressiven Mutation, bei welcher neue Genen (Erbschaftsträger) aufgetreten sind. Andere Forscher wie Gates²⁾, Davis³⁾ und Stomps⁴⁾ nehmen auch an, daß *Oenothera gigas* durch Mutation entstanden ist. Eine ganz andere Meinung hat Heribert-Nilsson⁵⁾. Er bestreitet die Richtigkeit der Ansicht, nach welcher *Oenothera gigas* das Produkt einer progressiven Mutation ist und behauptet, daß der *Gigas*-Typus durch eine Plus-Addition von quantitativen und kumulativen Einheiten entstanden ist, die erst in verschiedenen Organen *Gigas*-Eigenschaften, aber nicht den *Gigas*-Habitus aufbauen. Wenn dann diese Plus-Komplexe zufällig zusammentreffen, so entsteht die Habitusveränderung, die Mutante. Der *Gigas*-Typus wäre also nach Heribert-Nilsson als eine extreme und zusammengesetzte Plus-Kombination von Faktoren für Größe und Form zu betrachten.

Neben den Ansichten von de Vries und Nilsson über *Oenothera gigas* verdient diejenige von Winkler über seine Riesentypen von

¹⁾ Hugo de Vries, Die Mutationstheorie, 1901, 1. Bd.

²⁾ R. R. Gates, Tetraploid Mutants and chromosome Mechanismus. Biol. Centralbl., Bd. 33 (1913), S. 133.

³⁾ Bradley Moore Davis, Cytological Studies on *Oenothera*. III, A Comparison on the Reduction Divisions of *Oenothera Lamarckiana* und *Oenothera gigas*. Ann. of Botany, Vol. XXV, No. C, Oct. 1911, S. 961.

⁴⁾ Theo J. Stomps, Die Entstehung von *Oenothera gigas* de Vries. Ber. deutsch. bot. Ges., Jahrg. 1912, Bd. 30, Heft 7. S. 413.

⁵⁾ N. Heribert-Nilsson, Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl., VIII. Bd. (1912) S. 179 u. f. — N. Heribert-Nilsson, Hugo de Vries, Die Mutationen in der Erblchkeitslehre. Berlin, 1912. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl., VIII. Bd. (1912), S. 339. — N. Heribert-Nilsson, Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. Lunds. Universitets Årsskrift, XII, 1916, S. 120.

Solanum-Arten besondere Beachtung. Nach Winkler¹⁾ ist die wahrscheinlichste Annahme die, daß vegetative Fusionen die Bildung der Riesen auslösten. Die Mutation, bemerkt Winkler, wäre aber dann hier kausal auf eine Verdoppelung des Chromosomensatzes zurückgeführt, eine neue Art indes nicht entstanden, sondern nur eine tetraploide Ausprägung ihrer Stammart.

Die doppelte Chromosomenzahl, die man bei *Oenothera gigas* und anderen Riesenformen gefunden hat, hat man oft als die Ursache der Entstehung der Riesenformen betrachtet. Die Verdoppelung würde eine Änderung des Genotypus, die Entstehung neuer Genen oder Erbinheiten, verursachen. Dieser Ansicht steht jedoch eine andere gegenüber, nach welcher die Verdoppelung keine Änderung des Genotypus veranlaßt und keine neue Art entstanden ist. In beiden Fällen wird die Verdoppelung der Chromosomen als die Ursache der Entstehung der Riesenformen angesehen. Diese Ansicht ist aber auch bestritten worden.

Einige Forscher, unter anderen Heribert-Nilsson²⁾, nehmen nämlich an, daß die Vermehrung der Chromosomenzahl nicht durch einen unbekannten Nebenumstand entstehen kann, sondern sie halten im Gegenteil die Änderung des Genotypus für die Ursache der Entstehung der Riesenformen. Die Habitusveränderung und die Vermehrung der Chromosomenzahl werden nach dieser Ansicht durch die Veränderung des Genotypus veranlaßt. Die Chromosomenzahl würde also nicht den Typus, wohl aber der Genotypus die Chromosomenzahl dirigieren³⁾. Stomps⁴⁾ hat sogar die Ansicht, daß die Vermehrung der Chromosomenzahl und die Entstehung der Riesenformen auf irgend eine Weise miteinander zusammenhängen, bestritten.

Es ist gewiß beachtenswert, daß manchmal nahe verwandte Arten eine verschiedene Chromosomenzahl haben und daß bei den Bastarden von *Oenothera gigas* und *Oenothera Lamarckiana* die Chromosomenzahl 21 der ersten Generation bei den folgenden Generationen gewöhnlich auf 14 zurückgeht, während doch der *Gigas*-Typus beibehalten bleibt⁵⁾.

¹⁾ H. Winkler. A. a. O., S. 272.

²⁾ N. Heribert-Nilsson, Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. A. a. O., S. 88.

³⁾ N. Heribert-Nilsson, Die Spaltungserscheinungen usw., S. 119.

⁴⁾ Theo J. Stomps, Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl usw. A. a. O., S. 160.

⁵⁾ J. M. Geerts, Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. A. a. O., S. 160.

Zwar fand Miß Lutz¹⁾, daß eine niedere Chromosomenzahl nie mit dem *Gigas*-Typus verbunden war, aber es versteht sich, daß man auch den entgegengesetzten Resultaten Wert beilegen muß. Das Finden einer Riesenform von *Phragmites communis*, der Varietät *Pseudodonax*²⁾, die sich von *communis* durch größere Chromosomen bei gleichbleibender Zahl unterscheidet und von zweierlei Riesenformen bei *Primula sinensis*³⁾, die sich von der Mutterpflanze entweder durch eine größere Chromosomenzahl oder durch größere Chromosomen unterscheiden, macht das Problem noch verwickelter.

Neben den obenerwähnten Meinungsverschiedenheiten stehen andere, welche die zytologische Seite des Problems berühren. Viele Hypothesen sind aufgestellt worden, die auf die Frage, wann und auf welche Weise die Verdoppelung der Chromosomenzahl stattgefunden hat, Beziehung haben.

Nach Stomps⁴⁾ entsteht *Oenothera gigas* mit 28 Chromosomen durch Vereinigung von Keimzellen mit 14 Chromosomen und *Oenothera semigigas* mit 21 Chromosomen aus Keimzellen mit 14 und 7 Chromosomen. Mit der Ansicht von Stomps über die Entstehung von *Oenothera gigas* ist Gates⁵⁾ nicht einverstanden. Gates hat diese Frage ausführlich behandelt. Er weist darauf hin, daß man die Verdoppelung der Chromosomenzahl noch auf manch andere Weise erklären kann. Fragt man sich, ob die Weise, in welcher die Verdoppelung stattfindet, durch zytologische Untersuchung festgestellt sei, dann muß die Antwort eine verneinende sein. Von verschiedenen Seiten⁷⁾ ist darauf hingewiesen worden, daß die zytologische Untersuchung sehr wenig oder nichts zu unserer Kenntnis von der Weise, in welcher die Verdoppelung der Chromosomenzahl stattfindet, beigetragen hat.

¹⁾ Anne M. Lutz, Triploid mutants in *Oenothera*. Biol. Centralbl., Bd. 32 (1912), S. 385.

²⁾ G. Tischler, Untersuchungen über den Riesenwuchs von *Phragmites communis* var. *Pseudodonax*. Ber. deutsch. bot. Ges., Jahrg. 1918, Bd. XXXVI, Heft 9, S. 549.

³⁾ R. P. Gregory, Note on the Histology of the Giant and Ordinary Forms of *Primula sinensis*. A. a. O.

⁴⁾ Theo J. Stomps, Die Entstehung von *Oenothera gigas* de Vries. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 30 (1912), S. 414.

⁵⁾ R. R. Gates, Tetraploids Mutants and Chromosome Mechanismus. A. a. O., S. 144.

⁶⁾ N. Heribert-Nilsson, Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. A. a. O., S. 118 u. f. — Bradley Moore Davis, Cytological studies on *Oenothera*. III. A. a. O., S. 959. — Theo J. Stomps, Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den *Oenotheren*. A. a. O., S. 131.

Obschon die zytologische Untersuchung eigentlich der angegebene Weg ist, um die Frage zu lösen, muß zugegeben werden, daß es bei dem seltenen Auftreten der Mutanten fast unmöglich ist, auf diesem Wege zu befriedigenden Resultaten zu gelangen. Man würde eine außerordentlich große Anzahl Zustände untersuchen müssen, bevor man eine vollständige Reihe aufeinanderfolgender zusammengehöriger Zustände beieinander hätte, welche die Verdoppelung der Chromosomenzahl auf klare Weise illustrierten. Diese Untersuchung hat noch nicht stattgefunden; die zytologische Untersuchung hat noch keine Resultate geliefert, die ausreichen das Problem erklären zu können, und demzufolge beschränkt man sich der Hauptsache nach auf theoretische Betrachtungen und Hypothesen. In dieser Phase befindet sich das Problem der Riesenformen der höheren Pflanzen, die eine doppelte Chromosomenzahl haben und aus Keimzellen entstanden sind.

Was die von Winkler auf vegetativem Wege erhaltenen Riesenformen höherer Pflanzen mit doppelter Chromosomenzahl betrifft, so bemerke ich, daß die zytologische Untersuchung bis jetzt auch noch nicht ans Licht gebracht hat, wie sie entstanden sind.

Bei den Riesenformen der Moose, welche É. l. und É. m. Marchal beschrieben haben, liegt die Sache anders. Hier ist die Weise, in welcher die Verdoppelung der Chromosomenzahl zustande kommt, vollkommen klar. Sie beruht nämlich auf Aposporie, deshalb auf dem Ausbleiben der Reduktionsteilung.

Die Bedeutung der Riesenformen bei Spirogyra für die Lehre der Erbllichkeit und Variabilität.

Was die Verdoppelung der Chromosomenzahl betrifft, so liegt bei Spirogyra die Sache ganz anders als bei den höheren Pflanzen. Bei Spirogyra kann man Schritt für Schritt die Entstehung der zweikernigen Zellen und der Riesenkerne unter dem Mikroskop am lebenden Objekt beobachten. Die Zweikernigkeit der Zellen und die Riesenkerne entstehen zufolge eines abnormalen Verlaufs der Karyokinese. Beim Entstehen eines Riesenkerns erfährt der Mutterkern dieselben Änderungen, welche bei der normalen Karyokinese stattfinden. Die Chromosomen verdoppeln sich durch Längsspaltung und auch die Nukleolusfädchen erfahren eine Längsspaltung, was die Bildung von vier Nukleolen im

Riesenkern veranlassen kann, also von doppelt soviel als der normale Kern enthalten kann.

Die zweikernigen Zellen, nämlich diejenigen, bei denen die Kerne sich in der Äquatorialebene befinden, und die Zellen mit Riesenkernen vermehren sich und veranlassen die Bildung von Fäden, die aus zweikernigen und großkernigen Zellen bestehen. Wenn die Bedingungen dem Wachstum günstig sind, bemerkt man bald, daß die zwei- und großkernigen Zellen größer, besonders dicker, werden als die normalen und daß demzufolge dicke Fäden entstehen. Weiter kann man feststellen, daß die Riesenzellen über eine größere Quantität Zytoplasma und Chromatophoren verfügen als die normalen Zellen. Daß bei *Spirogyra* die Ursache der Entstehung der Riesenformen die Zweikernigkeit oder Großkernigkeit ist, die beide durch abnormale, durch einen äußeren Reiz hervorgerufene Karyokinese veranlaßt werden, ist für den Forscher, welcher die ganze Entwicklung der dicken Fäden unter dem Mikroskop beobachtet, so evident, daß jeder Zweifel daran verschwinden muß.

Man kann bei *Spirogyra* die Teilung der Kernplatte am lebenden Objekt beobachten. Die Chromosomenzahl kann man aber nicht am lebenden Objekt bestimmen. Diese Bestimmung muß deshalb am fixierten Material vorgenommen werden. Nachdem eine abnormale Karyokinese so weit vorgeschritten ist, daß die Kernplatte gebildet worden ist, fixiert man und bestimmt später in der Weise, die ich¹⁾ früher ausführlich beschrieben habe, die Chromosomenzahl. Auf diese Weise konnte ich feststellen, daß die Riesenformen mit der doppelten Quantität Kernmasse die doppelte Zahl Chromosomen bilden.

Wie die normalen Kerne bei abnormaler Karyokinese die Bildung der Riesenkern mit doppelter Quantität Kernmasse veranlassen können, so verursachen letztere gelegentlich die Entstehung von Riesenkernen mit einer vierfachen Quantität Kernmasse, aus welcher während der Karyokinese eine vierfache Chromosomenzahl hervorgeht.

Nach meiner Meinung sind die Riesenformen der *Spirogyra* oder ist *Spirogyra gigas* vollkommen den Riesenformen der höheren Pflanzen, besonders den von Winkler beschriebenen Riesenformen der *Solanum*-Arten, vergleichbar. Letztere und die Riesen unter den *Spirogyren* sind beide auf vegetativem Wege entstanden. Wenn man die Riesenformen der höheren Pflanzen als Mutationen betrachtet, so muß man auch *Spirogyra gigas* als eine Mutation betrachten.

¹⁾ C. van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. A. a. O., S. 210.

Einige Forscher, wie Jollos¹⁾ und de Vries²⁾ denken darüber anders, weil die Zweikernigkeit nach der Kopulation verschwunden ist. Man muß dabei beachten, daß sich bei der Keimung der Zygoten zeigt, daß zwei Kerne normaler Größe durch einen Kern doppelter Größe ersetzt sind und daß die Zellen alle übrigen besonderen Eigenschaften des *Gigas*-Typus, wie ihre beträchtlichen Dimensionen, welche die größere Dicke der Fäden veranlassen, die größere Quantität des Zytoplasmas und der Chromatophoren beibehalten haben. Weiter muß man beachten, daß, wenn Fäden, die aus einkernigen Zellen mit Riesenkernen bestehen, kopulieren, bei der Keimung der Zygoten sich zeigt, daß alle besonderen Eigenschaften unverändert geblieben sind. Die interessanten Kopulationsversuche Gerassimoffs³⁾ beweisen überhaupt nicht, daß die Eigenschaften der Riesenformen nicht erblich sind, wie man gemeint hat. Im Gegenteil zeigen sie, daß bei *Spirogyra gigas* besondere Eigenschaften vorliegen, die in hohem Maße erblich sind, sowohl bei der vegetativen Vermehrung als bei der Vermehrung durch Kopulation.

Wenn man die Riesenformen von *Spirogyra* nicht als Mutationen anerkennt, dann sind die Riesenformen höherer Pflanzen ebensowenig Mutationen. Man muß beide als Mutationen betrachten oder keine von beiden, weil hier vollkommen gleichwertige Abweichungen vorliegen. Ich selbst nenne *Spirogyra gigas* eine Mutation, weil dies der gegenwärtigen Auffassung des Begriffs Mutation entspricht, aber nicht, weil ich hier dem Wort Mutation Nachdruck beilegen will, denn ich bin ganz mit der Ansicht Winklers⁴⁾ einverstanden, der von seinen Riesenformen der *Solanum*-Arten sagt: „eine neue „Art“ ist nicht entstanden, sondern nur eine tetraploide Ausprägung ihrer Stammart“. Ob man *Spirogyra gigas* eine Mutation oder Ausprägung nennt, ändert die festgestellten Tatsachen nicht.

Wie oben erwähnt, sind nach Heribert-Nilsson⁵⁾ die Riesenformen der Önotheren Plus-Kombinationen von Faktoren für Größe und Form. Diese Auslegung der Entstehung der Riesenformen reicht jedenfalls nicht aus, um deren Auftreten bei den *Solanum*-Arten und bei *Spirogyra* zu erklären, weil sie da auf vegetativem Wege entstanden sind.

¹⁾ V. Jollos, Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. A. a. O., S. 32.

²⁾ Hugo de Vries, Die Mutationstheorie, 1901.

³⁾ J. J. Gerassimoff, Über die Copulation usw. A. a. O.

⁴⁾ H. Winkler, Über die experimentelle Erzeugung usw. A. a. O., S. 272.

⁵⁾ N. Heribert-Nilsson, Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* usw. A. a. O., S. 179.

Beim Referieren über die Kopulationsversuche Gerassimoffs habe ich von Kernen doppelter Größe und nicht von einer doppelten Chromosomenzahl gesprochen. Gerassimoff hat darauf hingewiesen, daß es sehr interessant sein würde, die Chromosomenzahl bei den Riesenkernen zu bestimmen. Er selbst hat sich damit jedoch nicht beschäftigt. Es ist zu bedauern, daß die Chromosomenzahl nach der Kopulation bei den Riesenkernen nicht bestimmt worden ist. Man darf aber annehmen, daß sie, wie bei anderen Kernen doppelter Größe, das Doppelte der normalen Chromosomenzahl beträgt.

Wie ich oben angegeben habe, gibt es Meinungsverschiedenheiten über die Frage, ob der *Gigas*-Typus und die Chromosomenzahl miteinander zusammenhängen. Auf Grund meiner Untersuchungen bei *Spirogyra* zweifle ich nicht daran, daß eine Verdoppelung der Chromosomenzahl die Entstehung des *Gigas*-Typus veranlassen kann, was auch gewöhnlich der Fall ist. Die Entstehung des *Gigas*-Typus muß ich als die Folge der Verdoppelung der Chromosomenzahl im Kern oder in der Zelle betrachten, oder richtiger gesagt, der doppelten Quantität Kernmasse. Die Gründe, die gegen diese Ansicht angeführt worden sind, will ich jetzt behandeln.

Man hat darauf hingewiesen, daß bei den Nachkommen der Riesen die Größe nicht immer der Chromosomenzahl entspricht und daß die Chromosomenzahl wieder normal werden kann, während der *Gigas*-Typus beibehalten bleibt. Ich glaube, daß die Beobachtungen Gerassimoffs und die meinigen diesen Punkt erläutern können. Wie oben erwähnt, betrachte ich die Verdoppelung der Chromosomenzahl als die Ursache der Entstehung der Riesenformen. Die Ursache muß natürlich früher anwesend sein als die Folge. Wenn eine Zelle mit einer doppelten Quantität Kernmasse, mit zwei Kernen oder einem Riesenkern, entsteht, so hat sie nicht sofort Riesengestalt, aber diese entsteht allmählich und erreicht erst bei den Nachkommen ihr Maximum. In Übereinstimmung hiermit ist folgendes: Wenn eine Riesenzelle mit einem einzigen Kern normaler Größe entsteht, bekommt diese Zelle nicht sofort die Dimensionen einer normalen Zelle. Sie bleibt eine Riesenzelle und auch ihre Tochterzellen sind Riesenzellen. Die Entstehung einer derartigen Riesenzelle, die nur einen Kern gewöhnlicher Größe enthält, kommt vor, wenn bei der Kern- und Zellteilung einer zweikernigen Riesenzelle die eine Tochterzelle drei und die andere einen Tochterkern bekommt. Die Tochterzelle, welche nur einen Kern gewöhnlicher Größe hat, verfügt aber über eine größere Quantität Zytoplasma und Chromatophoren als

eine normale Zelle, während man außerdem annehmen darf, daß der Einfluß der doppelten Quantität Kernmasse in der Mutterzelle in der einkernigen Tochterzelle nicht sofort verschwunden ist, sondern noch während einiger Zeit nachwirkt¹⁾. Deshalb berechtigen uns mehrere Gründe zu der Annahme, zu erwarten, daß bei Verminderung der Chromosomenzahl der *Gigas*-Typus nicht sofort verschwindet, sondern noch während einiger Zeit sich behauptet. Aus obigem geht hervor, daß man nicht erwarten kann, daß bei den Nachkommen der Riesenformen die Dimensionen immer der Chromosomenzahl oder der Quantität Kernmasse entsprechen.

Weiter muß man noch beachten, daß, wenn eine Zelle eine doppelte Quantität Kernmasse erhalten hat und sie demzufolge die Anlage für die Entwicklung des *Gigas*-Typus enthält, die Entwicklung durch allerlei äußere und innere Faktoren, wie die Beschaffenheit der umgebenden Flüssigkeit, das Licht, die Temperatur und die Quantität Reservestoffe, beeinflußt wird. Der *Gigas*-Typus wird sich deshalb nicht in allen Fällen gleich stark entwickeln. Während die Dicke der normalen Fäden einer *Spirogyraspezies* nur wenig verschieden ist, weist die der Fäden des *Gigas*-Typus eine viel größere Verschiedenheit auf. Auch haben Gerassimoff²⁾ und ich selbst bemerkt, daß die zweikernigen Riesenformen eine beträchtlichere Dicke erreichen können als die großkernigen.

Wie aus obigem hervorgeht, haben verschiedene Faktoren auf die Entstehung und Entwicklung der Riesenformen Einfluß. Sie verursachen, daß die Dimensionen des *Gigas*-Typus nicht immer der Chromosomenzahl entsprechen. Man darf erwarten, daß ähnliche Faktoren auch bei höheren Pflanzen Einfluß ausüben. Man muß jedenfalls der Möglichkeit ihres Einflusses Rechnung tragen. Die Verschiedenheiten, welche die Riesentypen darbieten, beeinträchtigen aber überhaupt nicht die Richtigkeit des Schlusses, daß Verdoppelung der Chromosomenzahl die Ursache der Entstehung der Riesenformen ist.

Über die Frage, ob beim Entstehen von Riesenformen neue Gene auftreten.

Nach den gegenwärtigen Begriffen über Variabilität und Erbllichkeit ist das Auftreten einer Mutation mit einer Änderung des Geno-

¹⁾ C. van Wisselingh, Zur Physiologie der *Spirogyrazelle*. A. a. O., S. 184.

²⁾ J. J. Gerassimoff, Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. A. a. O., S. 198.

typus verbunden und wenn eine progressive Mutation stattfindet, treten dabei neue Gene auf. Wenn man *Oenothera gigas* als eine progressive Mutation betrachtet, dann muß man gewiß auch *Spirogyra gigas* als eine progressive Mutation betrachten und demgemäß würde man annehmen müssen, daß durch Abkühlung, Anaesthetics und Zentrifugieren neue Gene in den Spirogyrafäden entstehen könnten, was gewiß doch nicht annehmbar ist.

Auf noch mehr Schwierigkeiten stößt man, wenn man das Auftreten von Riesenformen unter den Spirogyren mit einer Mutationsperiode, in welcher die Spirogyren sich befinden sollten, und welcher eine Prämutationperiode vorangegangen war, in Zusammenhang bringt. Nicht leicht würde es sein, die Frage über den Anfang dieser Perioden zu beantworten.

Wenn in der Natur oder in Kulturen zufolge eines Reizes bei *Spirogyra* abnormale Karyokinese stattfindet und demzufolge eine Riesenform entsteht, so hat diese ihre Entstehung nicht neuen Genen zu verdanken, sondern der doppelten Quantität Kernmasse, welche eine Zelle erhalten hat. Der Gewinn besteht nicht aus neuen Genen oder einer neuen Plasmaart, sondern aus einem Kern oder aus einer einem Kern äquivalenten Quantität Kernmasse. Das Verhältnis der Quantität Kernmasse zu der Quantität Zytoplasma und Chromatophoren und zu dem Zellumen hat sich geändert. Dadurch wird das Wachstum modifiziert, denn der Kern übt auf denselben großen Einfluß aus. Die Zellen werden größer, die Quantität des Zytoplasmas und der Chromatophoren vermehrt sich allmählich und entspricht schließlich der doppelten Quantität Kernmasse. Die Verhältnisse sind gestört und allmählich findet Anpassung statt. Der Gewinn führt allmählich zu einem neuen Gleichgewicht, das sich schließlich während der Kern- und Zellteilung behauptet, und zu einem neuen Komplex von Eigenschaften, die konstant von den Mutterzellen auf die Tochterzellen übergehen.

Es sind keine Gründe vorhanden, die uns zwingen, das Auftreten neuer Gene anzunehmen, um die Erscheinung erklären zu können. Keine neue Art ist entstanden, sondern es hat sich nur eine bestimmte Eigenschaft der Art oder ihres Plasmas, nämlich die, beim Überschuß von Kernplasma einen *Gigas*-Typus zu bilden, geäußert. Bei *Spirogyra* komme ich deshalb zu einem Schluß, der ganz mit dem von Winkler, betreffs der auf vegetativem Wege entstandenen Riesenformen von *Solanum*-Arten übereinstimmt. Gleichwie Winkler²⁾ dasjenige, was er

¹⁾ H. Winkler, Über die experimentelle Erzeugung usw. A. a. O., S. 270 u. f.

bei den Riesenformen von *Solanum*-Arten beobachtete, für die Kenntnis der Riesenformen im allgemeinen für wichtig hielt, so halte ich dasjenige, was ich bei *Spirogyra* fand, für deren Kenntnis für beachtenswert.

Über die Frage, ob der Kern der Träger der erblichen Merkmale ist.

Der Kern wird oft für den Träger der erblichen Eigenschaften gehalten¹⁾. In ihm meint man, kämen die Gene vor, welche sich durch Teilung vermehrten; der Kern versähe die Zelle mit den nötigen Genen. Man hat die Chromosomen als aus größeren und kleineren Gruppen von Genen zusammengesetzte Körperchen betrachtet und mit dieser Ansicht das mikroskopische Bild, das oft einer Reihe zusammenhängender Körner ähnlich ist, in Zusammenhang gebracht. Früher meinte man, daß die Chromosomen aus Chromatin- und Lininscheibchen beständen, welche Ansicht man allmählich fahren lassen mußte. Mir scheint es, daß die Chromosomen eine fibröse Struktur haben, während ihre kompakteren Teile Körnchen gleichen. Man muß hierbei beachten, daß man Chromosomen nur beim fixierten Material studiert hat.

Daß die Erbllichkeit an das lebende Protoplasma gebunden ist und daß die Kerne bei der Erbllichkeit eine sehr bedeutende Rolle spielen, damit ist man einverstanden. Die Ansicht, nach welcher die Kerne ausschließlich die Träger der erblichen Eigenschaften seien, hat viele Anhänger gefunden, ist aber auch bestritten worden. Ich will jetzt kurz erwähnen, was ich bei *Spirogyra* im Zusammenhang mit dieser Frage beobachtet habe.

Bei *Spirogyra* und auch bei anderen Algen kann man leicht feststellen, daß immer alle Teile des Protoplasmas bei der Zellteilung in die Tochterzellen übergehen und bei der Kopulation auch in die Zygoten, aus welchen neue vegetative Zellen entstehen. Wenn eine *Spirogyra*-zelle ein abnormales Chromatophor enthält, z. B. ein Chromatophor, das sich von den anderen dadurch unterscheidet, daß es keine Stärkeherde und nur Stromastärke bildet, so erhalten alle Nachkommen dieser Zelle auch ein derartiges Chromatophor. Solche Tatsachen gestatten nach meiner Meinung nicht, daß man den Kern ausschließlich als den Träger der erblichen Eigenschaften betrachtet. Wenn aus dem Kern Gene nach

¹⁾ Siehe Hugo de Vries, Intracellular Pangenesis, 1910.

den Chromatophoren führten, welche die Fähigkeit, Chlorophyll zu produzieren, hätten, wie man es sich gedacht hat, dann kann man nicht erklären, wie es kommt, daß ein Chromatophor fortwährend auf andere Weise versorgt wird als die übrigen.

Die Ursache, auf welcher es beruht, daß einem Chromatophor eine erbliche Eigenschaft, welche die anderen Chromatophoren haben, fehlt, muß nach meiner Meinung beim Chromatophor und nicht beim Kern gesucht werden. Ich glaube, daß man den Chromatophoren eine größere Individualität beilegen muß, als man bis jetzt getan hat.

Um die Ansicht, daß der Kern der Träger der Erbeinheiten ist, zu stützen, hat man angeführt, daß Spirogyrazellen, welche ihrer Kerne beraubt sind, früher oder später ihre Funktionen einstellen¹⁾. Ohne die Anwesenheit des Kerns sind diese nur für kurze Zeit möglich und deshalb hat man gemeint, daß eine stetige oder wiederholte Zufuhr bestimmter Teilchen, von Genen, aus dem Kern notwendig sei. Aus folgendem geht hervor, daß dieser Schluß sich nicht auf triftige Gründe stützt.

Auf verschiedene Weise können kernlose Spirogyrazellen entstehen, mit einer normalen Quantität Chromatophoren und auch ohne Chromatophoren. Solche Zellen können höchstens einige Wochen am Leben bleiben. Dem gegenüber steht aber die Tatsache, daß chromatophorenfreie Zellen mit einem Kern, die sich bisweilen nach dem Zentrifugieren bilden, auch bald zugrunde gehen. Selbst Zellen mit einem Kern und einigen sehr kleinen Stückchen der Chromatophoren können sich nicht vermehren. Was man von dem Kern behauptet, müßte man deshalb auf Grund der letzterwähnten Beobachtungen auch von den Chromatophoren sagen können. Das wechselseitige Verhältnis des Kernes, der Chromatophoren und des Zytoplasma ist aber kurz gesagt dies, daß keins von den Dreien die beiden anderen entbehren kann. Keins von den Dreien kann an und für sich längere Zeit funktionieren. Ich glaube, daß, wie der Kern, so auch die Chromatophoren und das Zytoplasma erbliche Eigenschaften auf die Nachkommen übertragen können.

Das lebende Protoplasma.

Die verschiedenen Teile, aus welchen das lebende Protoplasma zusammengesetzt ist, der Kern, die Chromatophoren und das Zytoplasma, haben alle die Eigenschaft, sich zu vermehren oder sich zu verviel-

¹⁾ Hugo de Vries, Gruppenweise Artbildung. Berlin, 1913, S. 11.

fältigen und in neuen Individuen dasselbe zu wiederholen. Alle genannten Teile des Protoplasma haben außerdem die Eigenschaft, verschiedene Produkte zu produzieren, die man nicht als lebend betrachten darf, und denen die Fähigkeit, sich zu vermehren oder sich zu vervielfältigen, fehlt. So bilden z. B. das Zytoplasma die Zellwand, die Chromatophoren die Stärkeherde und der Kern eine Substanz, aus welcher bei höheren Pflanzen die Nukleolen bestehen, und welche bei *Spirogyra* in den Nukleolen, die man da als kleine Kerne in einem größeren Kern betrachten muß, vorkommt.

Zwischen dem Kern und den übrigen Teilen der Zelle besteht eine fortwährende Wechselwirkung¹⁾. Der Kern spielt eine vielseitige Rolle. Er beeinflusst die Zellteilung; er bestimmt in einer *Spirogyrazelle* die Stelle, wo eine neue Querwand entsteht. Wenn der Kern abwesend ist, kann keine Querwandbildung stattfinden. Er beeinflusst die Umsetzung der Stärke, welche in den Chromatophoren gebildet wird. Wenn er abwesend ist, überladen die Chromatophoren sich mit Stärke, die nicht verarbeitet wird. Er beeinflusst das Wachstum der Zelle, das sich bald einstellt, wenn er abwesend ist, und modifiziert wird, wenn zwei Kerne oder ein großer Kern anwesend sind, was bei *Spirogyra* die Entstehung größerer Zellen und dickerer Fäden veranlaßt. Außer den oben-erwähnten Funktionen erfüllt der Kern gewiß noch andere.

Ein Teil des Protoplasma, das eine so vielseitige Rolle spielt, muß gewiß einen großen Einfluß auf den Habitus des ganzen Individuums ausüben. Daß die Quantität der Kernmasse solchen Einfluß ausübt, ist schon festgestellt. Erbliche Abweichungen, Mutationen hängen damit zusammen. Aber gegen die Ansicht, daß der Kern ausschließlich der Träger der erblichen Eigenschaften ist, können triftige Gründe angeführt werden. Die Chromatophoren können erbliche Abweichungen zeigen, auf welche der Kern keinen Einfluß ausübt. Die zylindrischen Anhänge der Querwände bei einigen *Spirogyraspezies* müssen als ein Merkmal betrachtet werden, das durch das Zytoplasma und nicht durch den Kern auf die Nachkommen übertragen wird.

Neben der Erbllichkeit, dem stetigen Hervorbringen derselben Formen, dem stetigen Aufweisen derselben Merkmale, dem stetigen Hervorbringen derselben Produkte, hat das Protoplasma auch die Eigenschaft, allerlei Formen hervorzubringen und Abweichungen zu zeigen, die nicht erblich sind. Manchmal findet dies offenbar unter dem Ein-

¹⁾ C. van Wisselingh, Zur Physiologie der *Spirogyrazelle*. A. a. O., S. 164 u. f.

fluß äußerer Reize statt. Man denke z. B. an die außerordentlich großen, vielkernigen, in der Mitte stark erweiterten Spirogyrazellen mit in einer Spirallinie längs der Längenwand laufenden unvollkommenen Scheidewänden. Einmal fand ich zwei Spirogyrazellen, die dicke getüpfelte Wände hatten, daß heißt Wände mit dünneren Stellen, wie sie allgemein bei den Zellwänden höherer Pflanzen vorkommen. Wenn die Wand einer Spirogyrazelle durch niedere Organismen (Bakterien) äußerlich verletzt wird, können innerlich starke Wandverdickungen entstehen. Alle derartigen Abweichungen werden nicht auf die Nachkommen übertragen und sind keine erblichen Merkmale. Es sind Äußerungen der lebenden Substanz, welche unter bestimmten Bedingungen sich jederzeit äußern können. In dem lebenden Protoplasma schlummert offenbar vieles, was es selten äußert. Aber die Fähigkeit es unter bestimmten Bedingungen zu äußern, ist jederzeit anwesend und ist deshalb erblich.

Nur selten treten Abweichungen auf, die konstant auf die Nachkommen übergehen und deshalb erblich sind, was beim *Gigas*-Typus der Fall ist. Gleichwie man bei einer progressiven Mutation, wie beim *Gigas*-Typus, das Auftreten neuer Gene annimmt, so würde man auch beim Entstehen nicht erblicher Abweichungen das Auftreten neuer Gene annehmen können, wie z. B. bei den obenerwähnten großen Riesenzellen und den getüpfelten Zellwänden bei Spirogyra. Ich glaube aber, daß es nicht notwendig ist, wenn Individuen besondere erbliche oder nicht erbliche Merkmale zeigen, die Entstehung neuer Gene anzunehmen, um deren Auftreten zu erklären, denn das lebende Plasma hat offenbar die Eigenschaft, unter bestimmten Bedingungen sich auf verschiedene Weise zu äußern. Eine der merkwürdigsten Äußerungen ist gewiß die Entstehung des *Gigas*-Typus, der einen Komplex von Eigenschaften zusammenfaßt, die bei Vermehrung auf vegetativem Wege und bei der Kopulation sich erblich zeigen.

Die neue Form ist größer als ihre Stammform, aber nicht konstanter. In meinen Kulturen gingen die dicken Spirogyrafäden allmählich zugrunde, während die normalen weiter wuchsen. Das gelegentliche Auftreten und das zeitweilige Weiterleben des *Gigas*-Typus neben der Stammform ist eine merkwürdige Ausprägung letzterer, aber keineswegs darf man den *Gigas*-Typus als eine neue Art betrachten. Zwar kann man sich denken, daß eine Riesenform entsteht, die Eigenschaften hat, durch welche sie im Kampf ums Dasein einen Vorsprung vor der Stammform hat, und daß demzufolge ihr Auftreten in der Natur häufiger wird, während ihre Stammform ausstirbt. Daß auf diese Weise neue Arten

entstanden sind, ist aber nicht bewiesen. Meiner Auffassung nach muß man der Entstehung der Riesenformen neben den Stammformen im Zusammenhang mit der Entstehung der Arten keinen zu großen Wert beilegen.

Schon lange hat die Frage, wie erbliche Eigenschaften von dem einen Individuum auf das andere übertragen werden, die Forscher beschäftigt, und allgemein sind diese zu dem Schluß gekommen, daß kleine Teilchen der lebenden Substanz die erblichen Eigenschaften übertragen¹⁾. Nur sehr wenig lebende Substanz reicht aus, um eine große Anzahl Merkmale zu übertragen, und es liegt deshalb auf der Hand, anzunehmen, das bestimmte kleine Plasmateilchen bestimmte Eigenschaften oder Komplexe von Eigenschaften von dem einen Individuum auf das andere übertragen.

Es scheint, daß das lebende Plasma, nämlich das Plasma ohne die an und für sich leblosen, festen, flüssigen und aufgelösten Stoffe, welche es einschließt oder festhält, wie Stärke, Fett, Wasser, Salze usw. aus solchen Plasmateilchen besteht, die verschiedene Funktionen erfüllen und auch die erblichen Eigenschaften übertragen können. Wie man sich die verschiedenen Teilchen, was ihre Größe, Form, Farbe usw. betrifft, denken muß, ist eine Frage, über welche man nur unbestimmte Hypothesen äußern kann.

Verschiedene Forscher haben darauf hingewiesen, wie wenig positive Resultate die zytologische Untersuchung für die Kenntnis der Variabilität und Erbllichkeit geliefert hat. Ich glaube, daß aus dieser Publikation hervorgeht, daß *Spirogyra* ein sehr günstiges Objekt für die zytologische Untersuchung ist, und daß das Studium von *Spirogyra* und anderen Algen, im allgemeinen von Objekten, welche man lebend zytologisch untersuchen kann und welche nicht zu klein sind, um bestimmte Individuen zu isolieren und zu kultivieren, wahrscheinlich vieles ans Licht bringen kann, was für das Studium der Variabilität und Erbllichkeit wichtig ist.

¹⁾ Hugo de Vries, Die Mutationstheorie, 1901, II. Bd., S. 684 u. f.

Kleinere Mitteilungen.

Crossing-over-Theorie oder Reduplikationshypothese?

Von Hans Nachtsheim, München.

(Mit 4 Figuren.)

(Eingegangen 19. 9. 19).

In Bd. 20 dieser Zeitschrift habe ich ausführlich über die bisherigen (einschließlich 1916) Ergebnisse der Vererbungsexperimente MORGANS und seiner Mitarbeiter mit *Drosophila* und über die MORGANSche Theorie des Crossing-over berichtet (15). Wenn ich mich in diesem Sammelreferat im großen und ganzen auch absichtlich auf eine objektive Darstellung der Resultate MORGANS und seiner Theorie beschränkt habe, so ist doch wohl schon die Ausführlichkeit ein genügender Beweis dafür, daß ich in den Ideen des amerikanischen Vererbungsforschers mehr sehe als lediglich ein „Beispiel moderner morphologischer Spekulationen“ und als „nur ein Stück morphologischer Dialektik“ wie JOHANNSEN (10), der jedem Versuch einer Verknüpfung zytologischer Befunde mit den Ergebnissen der experimentellen Vererbungsforschung mit äußerster Skepsis gegenübersteht — in der zweiten Auflage seiner „Elemente“ freilich schon wesentlich weniger ausgesprochen als in der ersten. Ich rechne die Experimente MORGANS und seiner Schule zu den wertvollsten Untersuchungen der neueren Vererbungsforschung, und wenn auch seine Ausführungen über die „Architektur“ der *Drosophila*-Chromosomen in manchen Punkten noch sehr hypothetisch sein mögen und später hier und da der Berichtigung bedürfen, so scheint mir doch in den Arbeiten der Beweis zu liegen, daß das Bild, das MORGAN von dem Chromosomen-Erbfaktorenmechanismus entworfen hat, wenigstens in seinen Grundzügen richtig ist. Aufgabe der zukünftigen Forschung ist es, auch für andere Arten, tierische wie pflanzliche, solche „topographische Karten“ der Chromosomen, wie BAUR (1) treffend sagt, anzufertigen und so festzustellen, inwieweit die Ansichten MORGANS über den Mechanismus der Vererbung Allgemeingültigkeit haben.

Bei aller Wertschätzung der MORGANSchen Theorie sind wir weit davon entfernt, die Angriffspunkte zu verkennen, die sie vorläufig wenigstens noch ihren Gegnern bietet. Diese schwachen Punkte der Theorie scheinen mir an zwei verschiedenen Stellen zu liegen. Einmal läßt sich darüber streiten, ob der zytologische Unterbau, den MORGAN seiner Theorie gibt, genügend fundiert ist. Auf diese Frage will ich an dieser Stelle nicht eingehen¹⁾. Sodann hat man behauptet, der MORGANSchen Theorie fehle die notwendige theoretische Grundlage, man werde, wenn man an die Theorie wahrscheinlichkeitsrechnerische Betrachtungen knüpfe, zu ganz anderen Schlußfolgerungen geführt als MORGAN. Auf Grund von Einwänden dieser Art kommt TROW (18) zu einer Ablehnung der Theorie. Wir wollen zunächst die theoretischen Darlegungen TROWS kennen lernen, um daran dann einige kritische Bemerkungen zu knüpfen²⁾.

Die Richtigkeit der zytologischen Grundlage der Theorie setzt TROW voraus und fragt dann: Kreuzen sich die homologen Chromosomen nach den Gesetzen des Zufalls, irgendwie, irgendwo, oder nach einem geometrischen Schema? MORGAN und seine Mitarbeiter scheinen ihm hinsichtlich dieser Frage sich viel zu wenig Rechenschaft gegeben zu haben³⁾.

Für die Art und Weise der Überkreuzung der Chromosomen gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder erfolgt die Überkreuzung an irgend einem fixierten Punkt, oder sie findet nach den Gesetzen des Zufalls an irgend einem beliebigen Punkte statt. Wäre der Punkt fixiert, läge z. B. die Überkreuzungsstelle zweier Chromosomen in deren Mittelpunkt, so würden bei konstantem Verhalten der beiden Chromosomen lauter Cross-overs entstehen, bei inkonstantem Verhalten wäre der Prozentsatz der Cross-overs ein geringerer, 50%, 33%, 25%, 20% usw., je nach der Zahl der Fälle, in denen sich die beiden Chromosomen ohne Faktorenaustausch wieder trennen. Bei der Annahme eines fixierten Punktes als Überkreuzungsstelle, mag es nun der Mittelpunkt oder irgend ein anderer Punkt des Chromosoms sein, gibt indessen der Prozentsatz der Cross-overs keine Auskunft über die relative Lage der Faktoren in den Chromosomen. MORGAN und seine Mitarbeiter können daher ein solches Schema nicht im Auge gehabt haben.

¹⁾ In einer historisch-kritischen Studie, die die Beziehungen zwischen Zytologie und Vererbungsforschung behandeln und in SCHAXELS „Abhandlungen zur theoretischen Biologie“ erscheinen wird, werde ich Gelegenheit finden, diese Frage eingehend zu erörtern.

²⁾ Vermutlich haben auch MORGAN und seine Mitarbeiter die Ausführungen TROWS nicht unbeantwortet gelassen. Die während der Kriegsjahre erschienene amerikanische Literatur ist mir aber bisher (Mitte September 1919) leider noch nicht zugänglich geworden.

³⁾ Die wichtige Arbeit MULLERS über den Mechanismus des Crossing-over (14) war bei der Niederschrift der TROWSchen Abhandlung noch nicht erschienen.

Wechselt die Überkreuzungsstelle nach den Gesetzen des Zufalls, so sind, wie das Schema in Fig. 1 zeigt, bei der Annahme von 6 Faktoren in jedem Chromosom 5 verschiedene Kreuzungen möglich. Wir erhalten in diesen 5 Kreuzungen folgende neuen Faktorenkombinationen (Cross-overs) in den angegebenen Zahlen:-

1 Ab 2 Ac 3 Ad 4 Ae 5 Af,
 1 Bc 2 Bd 3 Be 4 Bf,
 1 Cd 2 Ce 3 Cf,
 1 De 2 Df,
 1 Ef.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, nimmt die Zahl der Überkreuzungen zwischen zwei Faktoren zu proportional dem Abstände der beiden Faktoren voneinander. F z. B. ist 5 Einheiten von A entfernt, D 3, B 1 Einheit, und so kommt Af fünfmal, Ad dreimal so oft vor wie Ab. Daß zwei Faktoren um so seltener voneinander getrennt werden, je näher sie im Chromosom beieinander liegen, ist eine Schlußfolgerung, zu der auch MORGAN gekommen ist. Der Prozentsatz des Faktorenaustausches ist ein Ausdruck des Abstandes zweier Faktoren im Chromosom voneinander. Und so schließt TROW, daß dieses die mathematische Basis ist, auf der MORGAN seine Theorie von der Anordnung der Erbfaktoren aufgebaut hat. Betrachten wir diese mathematische Basis nun etwas genauer.

Bei der Annahme von 6 Faktoren pro Chromosom sind, wie gesagt, 5 Kreuzungsstellen möglich. Wie hoch der Prozentsatz des Austausches zwischen zweien von diesen 6 Faktoren ist, ergibt sich aus nachfolgender Zusammenstellung.

$$\frac{Ab}{AB} = \frac{1}{4} = 20\% \quad \frac{Bc}{BC} = \frac{1}{4} = 20\% \quad \frac{Cd}{CD} = \frac{1}{4} = 20\% \quad \frac{De}{DE} = \frac{1}{4} = 20\%$$

$$\frac{Ef}{EF} = \frac{1}{4} = 20\% \text{ Cross-overs,}$$

$$\frac{Ac}{AC} = \frac{2}{3} = 40\% \quad \frac{Bd}{BD} = \frac{2}{3} = 40\% \quad \frac{Ce}{CE} = \frac{2}{3} = 40\% \quad \frac{Df}{DF} = \frac{2}{3} = 40\% \text{ Cross-overs,}$$

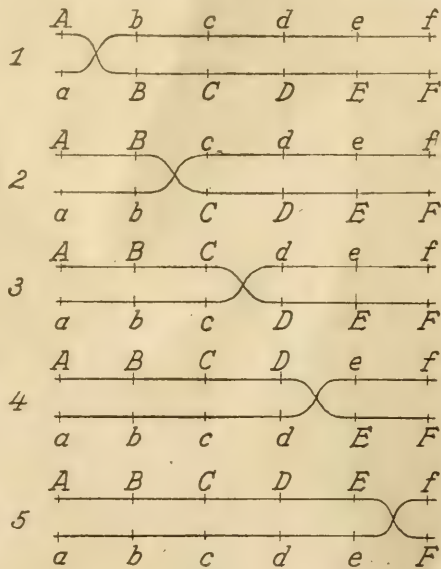


Fig. 1.

Die fünf Möglichkeiten einfachen Crossing-overs bei Annahme von sechs Faktoren.
 (Nach Trow.)

$$\frac{Ad}{AD} = \frac{3}{2} = 60\% \quad \frac{Be}{BE} = \frac{3}{2} = 60\% \quad \frac{Cf}{CF} = \frac{3}{2} = 60\% \text{ Cross-overs,}$$

$$\frac{Ae}{AE} = \frac{4}{1} = 80\% \quad \frac{Bf}{BF} = \frac{4}{1} = 80\% \text{ Cross-overs,}$$

$$\frac{Af}{AF} = \frac{5}{0} = 100\% \text{ Cross-overs.}$$

Enthält ein Chromosom 26 Faktoren, A, B, C usw. . . . Z, so ist:

$$\frac{Ab}{AB} = \frac{1}{24} = 4\% \text{ Cross-overs,}$$

$$\frac{Az}{AZ} = \frac{25}{0} = 100\% \text{ Cross-overs.}$$

Enthält ein Chromosom n Faktoren, so gibt folgende allgemeine Formel den Prozentsatz des Faktorenaustausches entsprechend der obigen Zusammenstellung wieder:

$$\frac{1}{n-2}, \frac{2}{n-3}, \frac{3}{n-4} \dots \frac{n-1}{n-n}.$$

Bei Benutzung der Formeln:

$$\frac{Ab \times 100}{AB + Ab}, \frac{Ac \times 100}{AC + Ac} \text{ usw.}$$

bilden die Prozentsätze der Cross-overs eine Serie in arithmetischer Progression:

$$\frac{1 \times 100}{n-1}, \frac{2 \times 100}{n-1}, \frac{3 \times 100}{n-1} \text{ usw. } \dots \frac{(n-1) \times 100}{n-1}.$$

Während die Zahl der Cross-overs wächst mit der Entfernung der Faktoren, nimmt die Zahl der Non-cross-overs ab, der Prozentsatz der Cross-overs ist immer proportional dem Abstand der diesbezüglichen Faktoren. Bis hierhin ist die mathematische Grundlage in vollkommener Harmonie mit MORGANS Theorie, und TROW äußert seine Verwunderung, daß MORGAN dieses Schema nicht bereits selbst im Detail ausgearbeitet hat.

Wie aber, wenn doppeltes oder vielfaches Crossing-over stattfindet? In Fig. 2 Schemata 1—4 (Seite 133) sind die verschiedenen Möglichkeiten doppelten Crossing-overs, wieder bei Annahme von sechs Faktoren, zur Anschauung gebracht, und im folgenden sind wieder die neuen Faktorenkombinationen zusammengestellt:

$$\begin{array}{llll} 1. & 4 \text{ Ab} & 3 \text{ Ac} & 2 \text{ Ad} & 1 \text{ Ae,} \\ 2. & & 3 \text{ Ac} & 2 \text{ Ad} & 1 \text{ Ae,} \\ 3. & & & 2 \text{ Ad} & 1 \text{ Ae,} \\ 4. & & & & 1 \text{ Ae,} \\ \hline & 4 \text{ Ab} & 6 \text{ Ac} & 6 \text{ Ad} & 4 \text{ Ae.} \end{array}$$

Die Prozentsätze der Cross-overs sind:

$$\frac{Ab}{Ab} = \frac{4}{6} = 40\% \text{ Cross-overs,}$$

$$\frac{Ac}{AC} = \frac{6}{4} = 60\% \text{ Cross-overs,}$$

$$\frac{Ad}{AD} = \frac{6}{4} = 60\% \text{ Cross-overs,}$$

$$\frac{Ae}{AE} = \frac{4}{6} = 40\% \text{ Cross-overs.}$$

Bei der Annahme von 26 Faktoren, A—Z, erhalten wir folgende Kombinationen:

1.	24 Ab	23 Ac	22 Ad	21 Ae	20 Af	19 Ag	1 Ay,
2.		23 Ac	22 Ad	21 Ae	20 Af	19 Ag	1 Ay,
3.			22 Ad	21 Ae	20 Af	19 Ag	1 Ay,
4.				21 Ae	20 Af	19 Ag	1 Ay,
5.					20 Af	19 Ag	1 Ay,
6.						19 Ag	1 Ay,
.								.
.								.
.								.
24.								1 Ay

24Ab 46 Ac 66 Ad 84 Ae 100 Af 114 Ag . . . 84 Av 66 Aw 46 Ax 24 Ay.

Bei doppeltem Crossing-over bilden, wie man sieht, die Prozentsätze der Cross-overs keine Serie in arithmetischer Progression mehr, sondern sie erscheinen in der Form einer symmetrischen Kurve, mit anderen Worten, die Zahl der Cross-overs ist bei doppeltem Faktorenaustausch nicht mehr proportional dem Abstand der Faktoren. Das Verhältnis der Cross-overs bei doppeltem Faktorenaustausch zu den Cross-overs bei einfachem Austausch zeigt die Tabelle auf S. 132, in der sämtliche Prozentsätze bei Vorhandensein von 26 Faktoren einander gegenübergestellt sind.

Das Maximum der Cross-overs bei doppeltem Faktorenaustausch liegt zwischen A und M und A und N. Der Abstand von M und N von A ist wesentlich geringer als der von X und Y z. B. Obwohl Y 24mal so weit von A entfernt ist wie B, kommen die Kombinationen Ab und Ay in gleicher Zahl vor. Gleichen Prozentsatz von Cross-overs bei doppeltem und einfachem Faktorenaustausch zeigen nur A—N, nämlich 52,0%.

In welchem Verhältnis steht nun aber das Vorkommen doppelten Crossing-overs zu dem einfachen Crossing-overs und dieses wieder zu dem gänzlichen Fehlen eines Faktorenaustausches? Offenbar sind alle drei Typen völlig unabhängig voneinander, mathematische Beziehungen zwischen ihnen fehlen. „Die Häufigkeit eines doppelten Cross-over“, sagt Trow, „kann vielleicht berechnet werden, ähnlich wie ein doppeltes Ereignis, aus der Häufigkeit der entsprechenden einfachen Cross-overs, aber es ist äußerst zweifelhaft, ob wir berechtigt sind, irgend eine mathematische Beziehung

	Doppeltes Crossing-over	Einfaches Crossing-over		Doppeltes Crossing-over	Einfaches Crossing-over
Ab	24 = 8,0 %	1 = 4,0 %	Ao	154 = 51,3 %	14 = 56,0 %
AB	276 = 8,0 %	24 = 4,0 %	AO	146 = 50,0 %	11 = 60,0 %
Ac	46 = 15,3 %	2 = 8,0 %	Ap	150 = 50,0 %	15 = 64,0 %
AC	254 = 22,0 %	23 = 12,0 %	AP	150 = 48,0 %	10 = 64,0 %
Ad	66 = 22,0 %	3 = 12,0 %	Aq	144 = 45,3 %	16 = 68,0 %
AD	234 = 28,0 %	22 = 16,0 %	AQ	156 = 45,3 %	9 = 68,0 %
Ae	84 = 28,0 %	4 = 16,0 %	Ar	136 = 42,0 %	17 = 72,0 %
AE	216 = 33,3 %	21 = 20,0 %	AR	164 = 42,0 %	8 = 72,0 %
Af	100 = 33,3 %	5 = 20,0 %	As	126 = 38,0 %	18 = 76,0 %
AF	200 = 38,0 %	20 = 24,0 %	AS	174 = 38,0 %	7 = 80,0 %
Ag	114 = 38,0 %	6 = 24,0 %	At	114 = 28,0 %	19 = 84,0 %
AG	186 = 42,0 %	19 = 32,0 %	AT	186 = 22,0 %	6 = 92,0 %
Ah	126 = 42,0 %	7 = 28,0 %	Au	100 = 15,3 %	20 = 96,0 %
AH	174 = 45,3 %	18 = 32,0 %	AU	200 = 28,0 %	5 = 96,0 %
Ai	136 = 45,3 %	8 = 32,0 %	Av	84 = 22,0 %	21 = 84,0 %
AI	164 = 48,0 %	17 = 36,0 %	AV	216 = 22,0 %	4 = 88,0 %
Aj	144 = 48,0 %	9 = 36,0 %	Aw	66 = 22,0 %	22 = 88,0 %
AJ	156 = 50,0 %	16 = 40,0 %	AW	234 = 15,3 %	3 = 92,0 %
Ak	150 = 50,0 %	10 = 44,0 %	Ax	46 = 8,0 %	23 = 96,0 %
AK	150 = 51,3 %	15 = 44,0 %	AX	254 = 8,0 %	2 = 96,0 %
Al	154 = 51,3 %	11 = 48,0 %	Ay	24 = 0,0 %	24 = 100,0 %
AL	146 = 52,0 %	14 = 52,0 %	AY	276 = 0,0 %	1 = 100,0 %
Am	156 = 52,0 %	12 = 52,0 %	Az	0 = 0,0 %	25 = 100,0 %
AM	144 = 52,0 %	13 = 52,0 %	AZ	300 = 0,0 %	0 = 100,0 %
An	156 = 52,0 %	13 = 52,0 %			
AN	144 = 52,0 %	12 = 52,0 %			

zwischen dem Fehlen eines Cross-over und einem einfachen Cross-over anzunehmen.“

Die Zahl der Überkreuzungsstellen beträgt, wie wir gesehen haben soviel wie die Zahl der vorhandenen Faktoren minus 1. Bei 26 Faktoren sind 25 Überkreuzungsstellen gegeben. Es wird nach Trow nicht nur einfaches und doppeltes Crossing-over, sondern auch drei-, vier-, fünffaches bis 25faches Crossing-over vorkommen. Letzteres würde das Maximum des Faktorenaustausches bei 26 Faktoren darstellen, die homologen Chromosomen müßten in diesem Falle (Fig. 3) als dicht gewundene Doppelspirale erscheinen. Hier gäbe es Cross-overs und Non-Cross-overs in Hülle und Fülle:

$$\begin{aligned} \frac{Ab}{AB} &= \frac{Ad}{AD} = \frac{Af}{AF} \text{ usw. } \dots \frac{Az}{AZ} = \frac{1}{0} = 100\% \text{ Cross-overs,} \\ \frac{Ac}{AC} &= \frac{Ae}{AE} = \frac{Ag}{AG} \text{ usw. } \dots \frac{Ay}{AY} = \frac{0}{1} = 100\% \text{ Non-Cross-overs.} \end{aligned}$$

Für jeden Typ von Crossing-over, einfaches, doppeltes, dreifaches usw., ist, wie sich zeigen läßt, ein anderes Verhältnissystem charakteristisch. Bei einer hohen Faktorenzahl muß aber, meint Trow, vielfaches Crossing-over sehr häufig vorkommen. Und so muß fast bei jedem Experiment eine ganze Anzahl von Systemen im Spiele sein. Daraus aber folgt nach Trow wieder, daß es praktisch unmöglich ist, den wahren Prozentsatz der Cross-overs, die einfachem Faktorenaustausch zuzuschreiben sind, dadurch zu berechnen, daß man die Cross-overs und Non-Cross-overs abzieht, die auf mehrfachen Faktorenaustausch zurückzuführen sind. Wir können nur sagen, daß doppeltes Crossing-over den Prozentsatz der Cross-overs vermehrt bis zum Mittelpunkt der Chromosomen, und daß es ihn vermindert von diesem Punkte bis zum Ende.

Die Quintessenz der Trow'schen Ausführungen ist, um es nochmals zu sagen: die empirische Bestimmung des Prozentsatzes des Faktorenaustausches ermöglicht nicht die genaue Lokalisation der Faktoren in den Chromosomen.

Zunächst einmal sei darauf hingewiesen, daß Trow keinen Unterschied macht zwischen Faktoren und Chromomeren, er gebraucht beide Bezeichnungen gleichbedeutend durcheinander. MORGAN und seine Mitarbeiter verwenden, soviel ich sehe, den Ausdruck Chromomeren überhaupt nicht. Jedenfalls ist es nicht angängig, die beiden Bezeich-

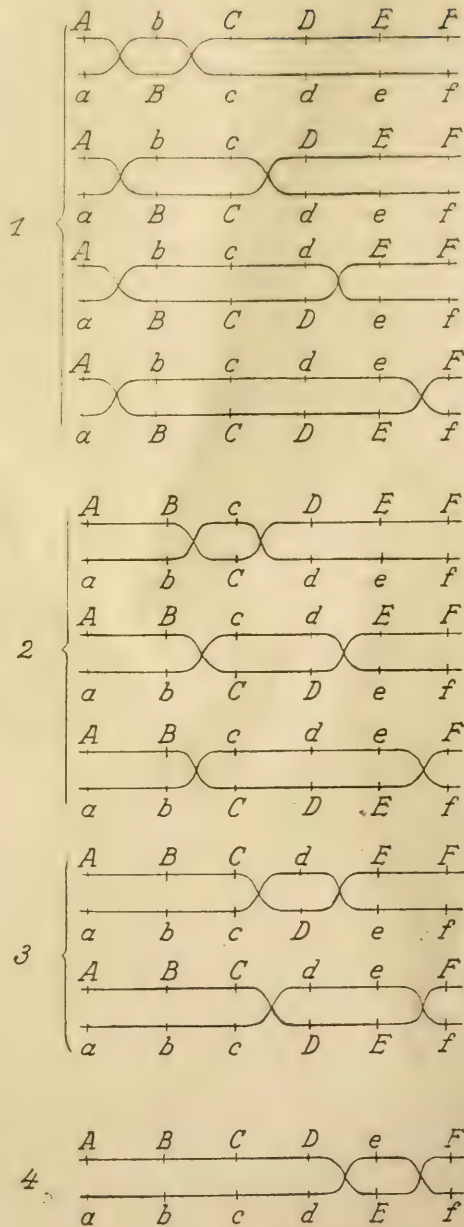


Fig. 2.

Doppeltes Crossing-over bei Annahme von sechs Faktoren. (Nach Trow.)

nungen kurzerhand zu identifizieren. Als „chromomeres“ hat EISEN (4, 5) voneinander durch eine Einschnürung getrennte Teilstücke eines Chromosoms bezeichnet, wie er sie in der Spermatogenese von *Batrachoseps* beobachtet hat; jedes Chromosom — es sind insgesamt 24 vorhanden — besteht bei *Batrachoseps* aus sechs Chromomeren. Diese Chromomeren aber sind nicht die kleinsten sichtbaren organisierten Teile der Chromosomen. Es sind dies vielmehr die „chromioles“, körnchenartige Gebilde von konstanter Form, Größe und Zahl in jedem typischen und vollständigen Chromosom: bei *Batrachoseps* kommen nach EISEN auf jedes Chromosom typischerweise 36 Chromiolen, auf jedes Chromomer sechs. In Fig. 4 gebe ich ein Chromosomenpaar von *Batrachoseps* mit Chromomeren und Chromiolen nach EISEN (4) wieder. Inwieweit die Beobachtungen EISENS auf tatsächlich existierenden Strukturen, inwieweit sie auf Konservierungsartefakten beruhen, bedarf freilich noch der genaueren Nachprüfung. JANSSENS und DUMEZ (9) sind auf Grund von Untersuchungen am gleichen Objekt in vieler Hinsicht zu anderen Resultaten gekommen.

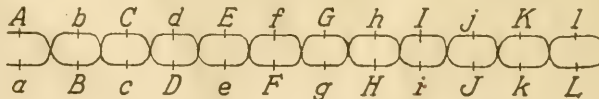


Fig. 3.

Maximum des Faktorenaustausches. (Nach TROW.)

Als sicher kann aber doch wohl gelten, daß nicht alle Beobachtungen EISENS auf Kunstprodukte zurückzuführen sind. Die Zusammensetzung der Chromosomen aus „Chromomeren“ ist uns zudem auch von anderen Objekten — speziell botanischen, die für derartige Untersuchungen in mancher Hinsicht günstiger sind als zoologische Objekte — bekannt geworden. Überdies verdient hervorgehoben zu werden, daß gerade die Untersuchungen JANSSENS' an *Batrachoseps* und seine im Anschluß daran aufgestellte Theorie der Chiasmatype (8) es gewesen sind, die MORGAN bei Aufstellung seiner Crossing-over-Theorie als zytologische Grundlage gedient haben. Nehmen wir also einmal die Existenz von Chromomeren und weiterhin auch von Chromiolen als gegeben an. Es erhebt sich dann die Frage, wo können beim Umeinanderwickeln homologer Chromosomen Überkreuzungsstellen liegen? Nur zwischen den einzelnen Chromomeren, oder können auch die Chromiolen eines Chromomers durch ein Crossing-over einzeln ausgetauscht werden? Die Abbildungen EISENS, an die wir uns, ob richtig oder unrichtig, zunächst halten wollen, lassen zweifellos die eingeschnürten Stellen zwischen den Chromomeren als die prädestinierten Überkreuzungs- und Bruchstellen der Chromosomen erscheinen, der Verband der Chromiolen erscheint demgegenüber viel inniger. Und so wollen wir mit BAUR (1) Chromomer im Sinne von kleinstes austauschbares Teilstück eines Chromosoms betrachten.

In welchem Verhältnis stehen aber die Erbeinheiten, Erbfaktoren, Gene, oder wie wir sie sonst nennen wollen, zu den Chromomeren und den Chromiolen? WEISMANN (20) sagt über die Größe seiner „Biophoren“, „daß sie weit unter der Grenze der Sichtbarkeit liegen, und daß alle kleinsten Körnchen des Protoplasmas, welche wir mit unseren stärksten Systemen gerade noch wahrnehmen können, keine einzelnen Biophoren sein können, sondern Massen von ihnen. Andererseits müssen sie aber größer sein als irgend ein chemisches Molekül, weil sie selbst aus einer Gruppe von Molekülen bestehen, unter welchen sich solche von komplizierter Zusammensetzung und demgemäß auch relativ bedeutender Größe befinden“. Daß die Biophoren aus Gruppen von Molekülen bestehen müssen, glaubt WEISMANN deshalb, weil er ein einzelnes Molekül nicht für assimilationsfähig hält. FICK (6) betont demgegenüber, „daß auch einzelne Moleküle gewissermaßen als assimilationsfähig bezeichnet werden können, da sie Polymere bilden und gegebenenfalls um sich herum gleiche Moleküle ankristallisieren lassen können“. HAECKER (7) führt weitere Beispiele ähnlicher Art an. „Vom chemischen Standpunkt aus würden also der Annahme, daß die Biophoren den Wert von außerordentlich kompliziert gebauten Molekülen haben, keine besonderen Schwierigkeiten im Wege stehen, um so weniger, als ja nach MIESCHER die Eiweißkörper und verwandte Stoffe bei der überaus großen Zahl asymmetrischer Kohlenstoffatome einer so ungeheuren Menge von Stereoisomerien Raum geben können, daß aller Reichtum und alle Mannigfaltigkeit erblicher Übertragungen ebensogut darin ihren Ausdruck finden können, als die Worte und Begriffe aller Sprachen in den 24 bis 30 Buchstaben des Alphabets“. JOHANNSEN (10) geht noch einen Schritt weiter. „Radikale‘ und ‚Gene‘ oder ‚Faktoren‘ sind Begriffe, die vielleicht näher verbunden sind, als es bis jetzt möglich ist nachzuweisen.“ Das Gen ist gleich einem nicht isolierbaren chemischen Radikal, verbunden mit anderen chemischen Elementen zu einem komplizierten Molekül.

Doch wie wir uns die Gene chemisch auch vorstellen mögen, soviel ist sicher, daß sie außerordentlich klein sein müssen. Die Erbfaktoren mit den Chromomeren zu identifizieren, geht jedenfalls nicht an. Wir hätten in diesem Falle bei *Batrachoseps* $6 \times 12 = 72$ Erbfaktoren, eine viel zu geringe Zahl. EISEN ist geneigt, in den Chromiolen die Erbfaktorenträger zu sehen. Wir hätten dann bei *Batrachoseps* $36 \times 12 = 432$ Erbfaktoren. Auch diese Zahl erscheint mir noch viel zu gering. Selbst wenn wir also — im Gegensatz zu JOHANNSEN — die genotypischen Elemente als diskret-räumlich getrennt auffassen wollen, so müssen wir doch gestehen, daß uns mit unseren heutigen technischen Hilfsmitteln die Möglichkeit ihres Nachweises nicht gegeben ist.



Fig. 4.
Zwei Chromosomen
mit Chromomeren
und Chromiolen von
Batrachoseps atte-
nualus. (Nach
EISEN aus BOVERI.)

Chromomer ist ein weit übergeordneter Begriff, ein Chromomer enthält viele, wahrscheinlich sogar sehr viele Erbfaktoren. Ich lasse hier die „Leitsätze“ BAURS (1) folgen, in denen er das Verhältnis der Chromosomen zu einander, dieser zu den Chromomeren und dieser wieder zu den Erbeinheiten zum Ausdruck gebracht hat. „Die anatomische Grundlage (entwicklungsmechanische Ursache) eines als Einheit mendelnden Rassenunterschiedes, einer „Erbeinheit“, ist eine physikalische oder chemische Verschiedenheit zwischen zwei einander im übrigen entsprechenden Chromomeren.“ „Ein oder mehrere Rassenunterschiede, die in verschiedenen Chromosomenpaaren lokalisiert sind, zeigen völlig freie Mendelspaltung. Ein oder mehrere Rassenunterschiede, die im gleichen Chromosomenpaar aber in verschiedenen Chromomerenpaaren lokalisiert sind, zeigen eine durch teilweise Koppelung gestörte Mendelspaltung, und endlich ein oder mehrere Rassenunterschiede, die im gleichen Chromomerenpaar liegen, zeigen die Erscheinung der absoluten Koppelung“. Absolute Koppelung, das ist also das Charakteristikum aller in ein und demselben kleinsten austauschbaren Teilstück eines Chromosoms liegenden Faktoren¹⁾. Der Satz TROWS, daß die Zahl der Überkreuzungsstellen eines Chromosoms gleich ist der Zahl seiner Faktoren minus 1, ist also dahin zu berichtigen, daß die Zahl der Überkreuzungsstellen gleich ist der Zahl der Chromomeren eines Chromosoms minus 1. Doch wir sind mit diesen Erörterungen bereits mehr auf die zytologische Grundlage der MORGANSchen Theorie eingegangen, als wir ursprünglich beabsichtigt hatten. Wenden wir uns nunmehr den wahrscheinlichkeitsrechnerischen Betrachtungen TROWS zu.

Es ist zweifellos ein Verdienst TROWS, die MORGANSche Theorie unter der Anwendung mathematischer Methoden betrachtet zu haben. Bei MORGAN und seinen Mitarbeitern vermißt man dies. Auch die nach Veröffentlichung der TROWSchen Abhandlung erschienene Arbeit von MULLER (14) über den Mechanismus des Crossing-over holt das Versäumte nur zum Teil nach. Eine andere Frage aber ist die, ob das Resultat, zu dem TROW vermittle seiner deduktiven Methode kommt, irgend etwas gegen die Richtigkeit der MORGANSchen Theorie auszusagen vermag.

Gegen die Art und Weise, wie TROW die mathematische Grundlage für einfachen Faktorenaustausch auseinandersetzt, läßt sich schlechterdings nichts einwenden. Das Resultat, zu dem er kommt, ist, wie nochmals betont sei, in völliger Harmonie mit dem von MORGAN auf induktivem Wege ge-

¹⁾ In manchen Fällen dürfte scheinbare absolute Koppelung auf multiplen Allelomorphismus zurückzuführen sein. MORGAN, STURTEVANT, MULLER und BRIDGES (13) führen eine Anzahl Beispiele dafür auf. In allen diesen Fällen handelt es sich aber um Faktorendifferenzen, die ähnliche Wirkungen hervorrufen. Wenn einem „Faktor“ Wirkungen auf die verschiedensten somatischen Merkmale zugeschrieben werden, dürfte es sich häufig um die Wirksamkeit einer Gruppe total gekoppelter Faktoren, d. h. um solche, die in einem Chromomer liegen, handeln.

wonnenen: Der Prozentsatz des Faktorenaustausches nimmt zu proportional dem Abstände zweier Faktoren voneinander. Nun gilt aber nach Trow dieser Satz nur für einfachen Faktorenaustausch, bei doppeltem oder vielfachem ist die mathematische Basis ganz anders, und zwar wechselt sie mit jedem Crossing-over-Typ. Auch die Ausführungen Trows über die mathematische Grundlage bei doppeltem und vielfachem Crossing-over sind richtig. Und zweifellos hätte Trow recht, daß sich die Lage zweier Faktoren im Chromosom aus dem Prozentsatz des Faktorenaustausches nicht berechnen ließe, wenn neben einfachem auch doppeltes und vielfaches Crossing-over eine häufige Erscheinung wäre. Die Annahme Trows indessen, daß bei einer so hohen Faktorenzahl, wie wir sie für die Chromosomen I—III von *Drosophila ampelophila* annehmen müssen, doppeltes und vielfaches Crossing-over sehr häufig vorkommen müsse, ist falsch, sie widerspricht den empirischen Feststellungen der MORGANSchen Schule.

Ohne die wahrscheinlichkeitsrechnerischen Betrachtungen Trows angestellt zu haben, hat schon STURTEVANT 1913 (16) darauf hingewiesen, daß doppeltes (und vielfaches) Crossing-over eine Quelle des Irrtums bei der Feststellung der gegenseitigen Lage zweier Faktoren vermittels des Prozentsatzes des Faktorenaustausches sein kann. Von Bedeutung wäre, wie gesagt, diese Quelle des Irrtums dann, wenn mehrfaches Crossing-over häufig wäre. Unter 10495 Fällen, die MORGAN (11) sowie MORGAN und CATTELL (12) beobachteten — es handelte sich um das Verhalten von drei Faktoren des Chromosoms I, des Geschlechtschromosoms —, fand 6972mal kein Crossing-over statt, 3514mal einfaches Crossing-over und nur 9mal doppeltes Crossing-over. Da nur drei Faktoren in Betracht gezogen wurden, ließ sich mehrfaches Crossing-over nicht feststellen. Weitere diesbezügliche Beobachtungen machte STURTEVANT (16). In einem Experiment, in dem drei Faktoren der Gruppe I betrachtet wurden, erfolgte unter 308 Fällen 194mal kein Crossing-over, 113mal einfaches und 1mal doppeltes. In einem zweiten Experiment, in dem ebenfalls drei Faktoren der Gruppe I betrachtet wurden, erfolgte unter 439 Fällen 278mal kein, 161mal einfaches und keinmal doppeltes Crossing-over. In einem dritten Experiment endlich, in dem vier Faktoren der Gruppe I zur Betrachtung kamen, fehlte unter 625 Fällen 393mal ein Crossing-over, 228mal fand einfaches, 4mal doppeltes, keinmal dreifaches Crossing-over statt. Am wertvollsten sind die Untersuchungen MULLERS (14), da er eine wesentlich größere Zahl von Faktoren gleichzeitig in den Kreis seiner Betrachtungen zog und zwar 12 im Chromosom I und 10 im Chromosom II lokalisierte Faktoren. In Chromosom I unterblieb ein Faktorenaustausch in 54,4⁰/₀, also in mehr als der Hälfte der Fälle. Einfaches Crossing-over wurde in 41,6⁰/₀, doppeltes in 4⁰/₀ beobachtet. Dreifaches und vielfaches Crossing-over kam überhaupt nicht vor. In Chromosom II war der Faktorenaustausch stärker. Er unterblieb in 32,5⁰/₀ der Fälle. In 51,1⁰/₀ der Fälle fand

einfaches, in 15,2% doppeltes und in 1,3% dreifaches Crossing-over statt. Mehrfaches, d. h. mehr als dreifaches Crossing-over kam auch hier nicht vor. Aus allen diesen Feststellungen geht hervor, daß doppelter und mehrfacher Faktorenaustausch im Vergleich zum einfachen und zum gänzlichen Fehlen eines solchen eine Seltenheit ist, zum mindesten im Chromosom I. Die Fehlerquelle, die in mehrfachem Faktorenaustausch liegt, ist also nur gering, sie ist um so geringer, je mehr Faktoren gleichzeitig betrachtet werden, je kleiner also infolgedessen der Zwischenraum zwischen je zwei Faktoren ist. Es spielt hier eine Erscheinung eine Rolle, die MULLER als „Interferenz“ bezeichnet hat, die gegenseitige Beeinflussung der Crossing-overs in einem Chromosom. Die rechts und links von einer Überkreuzungsstelle liegenden Faktoren sind vor einem zweiten Crossing-over sozusagen geschützt, erst mit zunehmender Entfernung der Faktoren voneinander nimmt die Möglichkeit des Vorkommens einer neuen Überkreuzungsstelle zu und damit die Interferenz ab. In der Sprache der Zytologie gesprochen, bedeutet dies, daß die Chromosomen sich niemals so dicht umeinanderwickeln, wie es in dem Schema Fig. 3 angenommen wird.

Daß die homologen Chromosomen sich während der Synapsis regelmäßig umeinanderwickeln, kann als sehr wahrscheinlich gelten. Weshalb aber in dem einen Falle ein Faktorenaustausch unterbleibt, während er in dem anderen stattfindet, weshalb bisweilen die Chromomerenkette doppelt, hin und wieder sogar dreifach auseinanderbricht, wissen wir vorläufig nicht. Soviel aber kann als sicher betrachtet werden, daß fehlendes, einfaches und mehrfaches Crossing-over in keinem mathematischen Verhältnis zueinander stehen. Zu diesem Resultat ist, wie oben (S. 131) ausgeführt, auch TROW gekommen. Da aber nachgewiesenermaßen doppeltes und dreifaches Crossing-over eine Seltenheit sind und mehrfaches Crossing-over überhaupt nicht, zum mindesten außerordentlich selten, stattfindet, so kommt als mathematische Grundlage der Crossing-over-Theorie fast ausschließlich das für einfachen Faktorenaustausch geltende Schema (Fig. 1) in Frage, nach dem die Prozentsätze der Cross-overs eine Reihe in arithmetischer Progression bilden. Und dieses von TROW auf deduktivem Wege gewonnene Resultat harmonisiert völlig mit MORGANS auf induktivem Wege erhaltenen Ergebnissen.

Noch auf einen Punkt der TROWSchen Kritik muß ich hier eingehen. „Wenn die Faktoren“, sagt TROW, „hinsichtlich ihrer Größe alle übereinstimmen,“ — gemeint sind hier und im folgenden immer die kleinsten austauschbaren Teilstücke eines Chromosoms, also Chromomeren — „so muß die geringste Differenz zwischen den beobachteten Prozentsätzen, die zwischen *lethal* 1 (0,7) und *white* (1,0), als die normale Differenz betrachtet werden, und die Zahl der Faktoren kann leicht auf annähernd 300 bestimmt werden. Es ist indessen sehr bemerkenswert, gerade weil kritisch für die Crossing-over-Hypothese, daß der höchste Prozentsatz, der in Chromosom I registriert

wurde, 65,5 beträgt, und daß die Faktoren an einem Ende des Chromosoms zusammengedrängt sind und an dem anderen ganz fehlen. Warum sollte das eine Ende eines Chromosoms mehr begünstigt sein als das andere?“

Diese Ausführungen Trows wären nur dann zutreffend, wenn 1., wie Trow selbst sagt, alle Chromomeren gleich groß wären; für eine gegen-
teilige Annahme liegt allerdings vorläufig kein Grund vor, 2. Crossing-over mit gleicher Häufigkeit in allen Teilen eines Chromosoms vorkäme; im zweiten Chromosom scheint das nicht der Fall zu sein, 3. — und das ist der wichtigste Punkt — ein Faktorenaustausch immer statt-
fände. Wie wir aber gesehen haben, unterblieb in dem von MULLER (14) mitgeteilten Experiment zwischen den 12 Faktoren des Chromosoms I ein Faktorenaustausch in $54,4\frac{0}{10}$ der Fälle. Das bedeutet allerdings noch nicht, daß in allen diesen Fällen überhaupt kein Austausch zwischen den homologen Chromosomen erfolgte, er unterblieb nur auf der Strecke, auf der die 12 Faktoren liegen. Außerhalb dieser Strecke kann ein Crossing-over stattgefunden haben, ohne daß es zur Beobachtung kommen konnte. Von den 12 Faktoren liegen *yellow* und *bar* am weitesten auseinander. *Yellow* scheint an dem einen Ende des Chromosoms zu liegen, *bar* aber liegt nicht an dem anderen, sondern diesem näher liegen noch, soweit bisher festgestellt, die Faktoren *fused* und *lethal s*. Zwischen diesem letzten Faktor und dem Faktor *yellow* beträgt der Austausch $65,5\frac{0}{10}$, wie schon Trow hervorhebt, der höchste für Chromosom I registrierte Prozentsatz. Liegt nun *lethal s* am anderen Ende des Chromosoms, und gehen also in $34,5\frac{0}{10}$ der Fälle die Chromosomen I wieder so auseinander, wie sie sich umeinander gewickelt haben, ohne jeglichen Faktorenaustausch? Es ist gewiß möglich, daß mit der Zeit im Chromosom I lokalisierte Faktoren aufgefunden werden, die den Enden des Chromosoms noch näher liegen als *yellow* und *lethal s*. Dadurch würde natürlich der Prozentsatz der Fälle, in denen — anscheinend! — überhaupt kein Austausch zwischen den beiden Chromosomen erfolgt, weiterhin vermindert. Daß aber einmal zwei Faktoren im Chromosom I gefunden werden, die sich in $100\frac{0}{10}$ der Fälle trennen — von den wenigen Fällen, wo sie infolge doppelten Crossing-overs zusammenblieben, abgesehen —, ist bei der großen Sorgfalt, mit der gerade das Chromosom I und seine Faktoren bisher studiert worden sind, kaum anzunehmen. Es wird sehr wahrscheinlich immer ein gewisser Prozentsatz von Fällen übrig bleiben, in dem ein Crossing-over im Chromosom I gänzlich unterbleibt.

So ist nach unserer Meinung die MORGANSche Crossing-over-Theorie unerschüttert, ja sie wird durch die Darlegungen Trows weiter fundiert. Ganz anders aber steht es mit der anderen Hypothese, die zur Erklärung der Faktorenkoppelung aufgestellt worden ist, und auf deren Boden Trow steht, mit der BATESON-PUNNETTschen Reduplikationshypothese oder der Hypothese der Vervielfältigung bestimmter Gametensorten. Von Trow ist diese Hypothese noch durch die Hypothese der primären und sekundären Koppelung erweitert

worden. Ich will es mir versagen, die Reduplikationshypothese und die Hypothese TROWS einer kritischen Betrachtung zu unterziehen, zumal da erst kürzlich G. v. UBISCH (19) das an dieser Stelle getan hat. G. v. UBISCH ist zu dem Resultat gekommen, daß die Reduplikationshypothese garnicht imstande ist, die Versuche BATESONS, PUNNETTS, GREGORYS u. a. zu erklären, den genannten Autoren sind Berechnungsfehler unterlaufen, die zur Folge haben, daß ihre Befunde durchaus nicht das beweisen, was die Verfasser beweisen wollen. Sehr wohl vermag indessen die Crossing-over-Theorie die Versuche zu erklären. Zu diesem letzten Resultat ist bereits früher BRIDGES (3) gekommen; er hat an der Hand der Angaben von PUNNETT und GREGORY versucht, die MORGANSche Theorie auf *Lathyrus* und *Primula* anzuwenden, und trotz der im Vergleich zu den *Drosophila*-Experimenten geringen Zahlenangaben auch zeigen können, daß diese Anwendung durchaus ungezwungen möglich ist. Im Anschluß daran hat sodann STURTEVANT (17) ausgeführt, daß es unmöglich ist, die Ergebnisse der *Drosophila*-Experimente durch die Reduplikationshypothese zu erklären. Mit Recht weist er gegenüber der rein spekulativen Reduplikationshypothese auf die Einfachheit der Crossing-over-Theorie hin, die mit einem Mechanismus rechnet, für dessen wirkliche Existenz manche Beobachtungen der Zytologie sprechen, keine aber dagegen.

Literatur.

1. BAUR, E., 1918. Über eine eigentümliche mit absoluter Koppelung zusammenhängende Dominanzstörung. Vorl. Mitt. Ber. dtsh. bot. Ges., 36. Jahrg.
2. BOVERI, TH., 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.
3. BRIDGES, C. B., 1914. The chromosome hypothesis of linkage applied to cases in sweet peas and primula. Amer. Naturalist, Vol. 48.
4. EISEN, G., 1899. The chromoplasts and the chromioles. Biol. Centralbl., Bd. 19.
5. — 1900. The spermatogenesis of Batrachoseps. Journ. of Morph., Vol. 17.
6. FICK, R., 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt., Jahrg. 1905, Suppl.-Bd.
7. HAECKER, V., 1909. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 1.
8. JANSSENS, F. A., 1909. La théorie de la chiasmotypie. Nouvelle interprétation des cinèses de maturation. La Cellule, T. 25.
9. — et DUMEZ, R., 1903. L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatoocytes chez Batrachoseps attenuatus et Plethodon cinereus. La Cellule, T. 20.
10. JOHANNSEN, W., 1913. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl. Jena.
11. MORGAN, T. H., 1911. An attempt to analyze the constitution of the chromosomes on the basis of sex-limited inheritance in *Drosophila*. Journ. of exper. Zool., Vol. 11.

12. MORGAN, T. H. a. CATTELL, E., 1912. Data for the study of sex-linked inheritance in *Drosophila*. Journ. of. exper. Zool., Vol. 13.
 13. —, STURTEVANT, A. H., MULLER, H. J. a. BRIDGES, C. B., 1915. The mechanism of Mendelian heredity. New York.
 14. MULLER, H. J., 1916. The mechanism of crossing-over. Amer. Naturalist, Vol. 50.
 15. NACHTSHEIM, H., 1919. Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren zytologische Grundlage. Ein Bericht über die bisherigen Ergebnisse der Vererbungsexperimente MORGANs und seiner Mitarbeiter. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., Bd. 20.
 16. STURTEVANT, A. H., 1913. The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association. Journ. of exper. Zool., Vol. 14.
 17. — 1914. The reduplication hypothesis as applied to *Drosophila*. Amer. Naturalist, Vol. 48.
 18. TROW, A. H., 1916. A criticism of the hypothesis of linkage and crossing-over. Journ. Genetics, Vol. 5.
 19. UBISCH, GERTA V., 1918. Kritische Betrachtungen zur Hypothese der primären und sekundären Koppelung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., Bd. 19.
 20. WEISMANN, A., 1913. Vorträge über Deszendenztheorie. 3. Aufl. Jena.
-

Referate.

Bonnevie, Kristine. Polydaktyli i norske bygdeslegter. (Polydaktylie in norwegischen Bauerngeschlechtern.) Norsk Mag. f. Lægev. nr. 6, 1919. S. 1—32.

Es sind zwei Gruppen von Fingeranomalien scharf zu unterscheiden. In der ersten Gruppe ist die Fingeranomalie als primär und als Ausdruck eines streng lokalisiert wirkenden erblichen Faktors aufzufassen. Hier vererbt sich die Anomalie nach den Mendelschen Regeln. In der zweiten Gruppe ist die Fingeranomalie nur ein Glied in der Reihe zahlreicher anderer Anomalien, wie Hasenscharte, psychische Defekte usw., welche sekundär als Folge einer Störung der Embryonalentwicklung auftreten. Eine Vererbung in regelmäßigen Zahlenverhältnissen findet nicht statt. Nach Ansicht des Ref. fallen die Anomalien der ersten Gruppe unter den von Haecker aufgestellten Begriff der einfach verursachten Merkmale, während die der zweiten Gruppe den komplex verursachten zuzuzählen sind. In der vorliegenden Untersuchung fanden nur die primären Fingeranomalien Berücksichtigung. Eine Anzahl Bauernfamilien aus verschiedenen Teilen Norwegens zeigen alle denselben Typ einer erblichen Fingeranomalie, nämlich eine postaxiale Polydaktylie. Diese letztere trägt in allen untersuchten Familien die gleichen Züge: 1. Sie ist insofern stets asymmetrisch, als sie auf der rechten Körperseite stärker entwickelt ist als auf der linken; 2. der Extrafinger entspringt immer an der Basis des fünften Fingers; 3. Die Metacarpalia zeigen nie eine Abweichung von der Norm.

Der Ausbildungsgrad der Mißbildung ist großen individuellen Schwankungen unterworfen. Bald stellt sie sich als wohlentwickelter Finger oder wohlentwickelte Zehe mit drei normalen Phalangen, bald als ein kleiner, kaum sich abhebender Knopf dar. Die fluktuierende Variation spricht sich aber nicht nur in der verschiedenartigen Entwicklung des sechsten Fingers, sondern auch in dem wechselnden Auftreten der Abnormität bald nur an der einen, bald an beiden Körperseiten und zwar entweder an einem oder aber an beiden Extremitätenpaaren aus. Dieser Befund steht im vollen Einklange mit den Beobachtungen von Barfurth an Hühnern. Hier wird die Mißbildung im allgemeinen, nicht die besondere Variante derselben, von der Mutter auf die Nachkommen übertragen. Die Abnormität vererbt sich als dominanter Charakter; einige Fälle, in denen die Polydaktylie durch scheinbar normale Konduktoren übertragen wird, finden ihre Erklärung darin, daß diese zunächst fünffingerig erscheinenden Konduktoren in Wirklichkeit Träger einer rudimentären Polydaktylie sind. Denn die letztere kann von so geringer Ausbildung sein, daß selbst ihr Träger sie nicht als solche erkennt. Besonderes Interesse verdient die Nachkommenschaft eines Mannes, der an der

rechten Hand sechs Finger hatte. Dieser war zweimal verheiratet. Einer jeden der beiden Ehen entsprossen sechs Nachkommen. Die Kinder der ersten Ehe waren alle normal, während in der zweiten Ehe sämtliche Kinder sechs Finger an einer Hand oder an beiden Händen aufwiesen, einige von ihnen hatten sogar eine überzählige Zehe an einem oder beiden Füßen. Selbstverständlich kann ein Zufall vorliegen, die Verf. weist aber auch auf die Möglichkeit hin, daß die erste Frau einen im übrigen unbekannten erblichen Hemmungsfaktor besaß, den sie auf ihre sämtlichen Kinder vererbte und der die Ausbildung der von ihrem Manne herstammenden Anlage zur Anomalie verhinderte. Und da bei der zweiten Frau ein solcher Hemmungsfaktor fehlte, so gelangte bei ihren Kindern die Anomalie zur Entwicklung. Auf derartige Hemmungsfaktoren ist vielleicht auch die Erscheinung der rudimentären Polydaktylie zurückzuführen.

An Hand genealogischer Untersuchungen wird gezeigt, daß die jetzt über ganz Norwegen verstreuten Familien, welche alle den gleichen, oben charakterisierten Typ einer erblichen Fingeranomalie besitzen, dieses Merkmal wahrscheinlich von einem und demselben Vorfahren ererbt haben, welcher vor etwa 300 Jahren im Kirchspiel Ringebu lebte. Die große individuelle Variation der Abnormität wurde schon erwähnt; eine „Schwächung“ der Anlage dieser Mißbildung im Laufe der Generationen (wie Castle sie bei Meerschweinchen bemerkt haben will), konnte nicht festgestellt werden.

F. Alverdes, Halle.

Bonnevie, Kristine. Om tvillingsfødslers arvelighet. Undersøkelse over en norsk bygdeslegt. (Über die Erblichkeit von Zwillingsgeburten. Untersuchung über ein norwegisches Bauerngeschlecht.) Norsk Mag. f. Lægevid. nr. 8, 1919, S. 1—22.

Im Verlaufe der oben referierten Untersuchung stieß die Verf. auf eine weitere Eigentümlichkeit innerhalb des zur Betrachtung herangezogenen weitverzweigten Bauerngeschlechts; es ergab sich nämlich ein auffallend großer Prozentsatz an Zwillingsgeburten. 19,5% der in dieser Familie geschlossenen Ehen ergaben mindestens einmal Zwillinge. Für ganz Norwegen machen die Zwillingsgeburten 1,34% aller Geburten aus; die entsprechende Zahl für das Kirchspiel Ringebu (in dem die Familie vornehmlich lebt) ist 1,48%; für dieses Geschlecht selbst beträgt die Zahl der Zwillingsgeburten 3,47%. Innerhalb der Familie sind die Zwillings- und Mehrlingsgeburten nicht gleichmäßig verteilt, vielmehr zeigen sie sich an besondere Zweige gebunden, innerhalb derer ihre Zahl bis 7,7% erreicht. Solche Mehrlingsgeburten zeigen sich häufiger in Ehen mit größerer als in solchen mit geringerer Nachkommenschaft. Dies läßt sich auf verschiedene Weise erklären: a) entweder hat eine Disposition zu Mehrlingsgeburten mehr Aussichten, in die Erscheinung zu treten, je mehr Geburten in der betreffenden Ehe erfolgen, oder b) die Disposition selbst wächst mit der Erhöhung der Geburtenzahl, oder c) die Disposition hängt von dem Alter der Mutter ab. In der Tat scheint das Alter von 34—49 Jahren für Zwillingsgeburten das günstigste zu sein.

Bei älteren Müttern ist die Zahl der Geburten, welche Zwillinge von gleichem Geschlecht, und die Zahl derer, die Zwillinge von verschiedenem Geschlecht ergaben, ungefähr die gleiche. Bei jüngeren Müttern ist die Zahl der Zwillinge von gleichem Geschlecht bedeutend in der Überzahl. Unter diesen letzteren Zwillingen sind noch die eineiigen und die zweieiigen

Zwillinge zusammengefaßt. Nach der Differenzmethode von Weinberg läßt sich die Zahl der zweieiigen Zwillinge von gleichem Geschlecht mit großer Sicherheit ermitteln; denn nach dem Gesetze der Wahrscheinlichkeit sind die letzteren ebenso häufig wie die Zwillinge von verschiedenem Geschlecht. Subtrahiert man also die Zahl der verschiedengeschlechtigen Zwillinge von der Zahl der gleichgeschlechtigen Zwillinge, so stellt der Restbetrag an gleichgeschlechtigen Zwillingen die Zahl der eineiigen Zwillinge dar. Es zeigt sich dann: a) Mütter unter 30 Jahren gebären eineiige und zweieiige Zwillinge in etwa gleicher Zahl, während die Zwillingsgeburten älterer Mütter praktisch alle zweieiig sind, b) etwa 80% aller Zwillingsgeburten, die sich in den untersuchten Familien ereigneten, sind als zweieiig und nur 20% als eineiig anzusehen.

Zweieiige Zwillingsgeburten sind es, die für die Ringebu-Familie als charakteristisch anzusehen sind. Was das Auftreten eineiiger Zwillinge angeht, so ist es zweifelhaft, ob es sich überhaupt um ein erbliches Merkmal handelt. Die Disposition zu zweieiigen Zwillingsgeburten dagegen hat nach dem aufgestellten Stammbaum erblichen Charakter; sie vererbt sich als rezessives Merkmal. Bekanntlich verdanken zweieiige Zwillinge ihren Ursprung dem Umstande, daß bei der Mutter abnormerweise zwei Eier gleichzeitig das Ovar verlassen. Es kommt also für ihr Auftreten nur die Veranlagung der Mutter, nicht die des Vaters in Betracht.

F. Alverdes, Halle.

Klausner, Priv.-Doz. Dr. E. Über angeborene bzw. hereditäre Zystenbildung im Bereiche der Talgdrüsen. Dermatologische Wochenschrift, Bd. 65, S. 711, 1917.

Es handelt sich um runde, durch die Haut bläulich durchscheinende Zysten mit gelblichem, öligem Inhalte, die durch einen Verschuß des Follikels entstehen; der Verschuß kommt möglicherweise durch einen keratotischen Prozeß zustande, der die Talgdrüsensekretion behindert (Bosellini). Diese Sebozytomatosis multiplex, die offenbar sehr selten ist, wurde in Form zahlreicher an Stamm und Extremitäten lokalisierter Knötchen von Hanfkorn- bis Bohnengröße an drei Geschwistern (2 ♂, 1 ♀) beobachtet, bei denen sie seit frühester Jugend bestand; zwei weitere Schwestern waren normal; Angaben über die Eltern fehlen. Außerdem wurde ein Patient beobachtet, der dasselbe Leiden aufwies, nur daß die Knoten außer an Stamm und Extremitäten auch noch in besonders großer Zahl in den Achselhöhlen auftraten. Der Bruder des Patienten, die Mutter und die mütterliche Großmutter waren mit der gleichen Anomalie behaftet; bei Mutter und Großmutter traten die Knoten aber auch auf dem behaarten Kopfe auf und erreichten hier sogar vielfach die Größe von Taubeneiern. Auch in diesen Fällen bestand das Leiden seit frühester Jugend.

Siemens.

Abhandlungen

• zur

theoretischen Biologie

herausgegeben von

Dr. Julius Schaxel, Professor an der Universität Jena

- Heft 1: Über die Darstellung allgemeiner Biologie von Prof. Dr. Julius Schaxel. Geheftet 4 Mk. 40 Pfg.
- „ 2: Das Problem der historischen Biologie von Prof. Dr. Richard Kroner. Geheftet 3 Mk. 50 Pfg.
- „ 3: Der Begriff der organischen Form von Prof. Dr. Hans Driesch. Geheftet 5 Mk. 60 Pfg.
- „ 4: Die Gastpflege der Ameisen in ihrer Beziehung zum Nahrungsaustausch und zur fremddienlichen Zweckmäßigkeit von Erich Wasmann S. J. *Unter der Presse*

Die theoretische Wissenschaft stellt die Erscheinungen in einheitlichem Zusammenhange unter Gesetzen dar. Im Gefüge der Begriffe werden die Ergebnisse planmäßiger Forschung geordnet und die allgemeine Lehre schildert das gesetzmäßige Verhalten, das allen Gegenständen des Wissensgebietes gemeinsam ist.

Die gegenwärtige Biologie ist in ihrer Gesamtheit von solcher Leistung weit entfernt. Ihre Stellung zu den übrigen Naturwissenschaften ist unsicher, und ihre innere Durchbildung ermangelt der grundsätzlichen Folgerichtigkeit. Weder über den Gegenstand noch über das Verfahren herrscht Klarheit und Einigkeit.

Die unbefriedigende Vieldeutigkeit des biologischen Theoretisierens wird nur durch umfassende und eindringende Bearbeitung der Sach- und Lehrgebiete der gesicherten Erkenntnis näher gerückt werden, eine Aufgabe, die das Zusammenwirken aller an der Wissenschaft Beteiligten erfordert. Den an zerstreuten Orten in dieser Hinsicht sich regenden Bemühungen wollen die „Abhandlungen“ eine Sammelstätte bieten, die dem Biologen wie dem Philosophen gleichermaßen zugänglich ist. Eine große Zahl von hervorragenden Gelehrten hat sich bereits zur Mitarbeit verpflichtet.

Die „Abhandlungen“ erscheinen in zwanglosen Heften von wechselndem Umfang.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXII Heft 2

Abhandlung

	Seite
Wisselingh, C. van, Über Variabilität und Erbllichkeit	65—126

Kleinere Mitteilungen

Nachtsheim, Hans, Crossing-over-Theorie oder Reduplikationshypothese?	127—141
---	---------

Referate

Bonnevie, Kristine, Om tvillingsfödslers arvelighet. Undersökelse over en norsk bygdeslegt. (Über die Erbllichkeit von Zwillingsgeburten. Untersuchung über ein norwegisches Bauerngeschlecht.) (Alverdes)	143
Bonnevie, Kristine, Polydaktyli i norske bygdeslegter. (Polydaktylie in norwegischen Bauerngeschlechtern.) (Alverdes)	142
Klausner, Priv.-Doz., Dr. E., Über angeborene bzw. hereditäre Zystenbildung im Bereiche der Talgdrüsen (Siemens)	144

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

von Prof. Dr. phil. et med. Erwin Baur. Dritte und vierte neu-
bearbeitete Auflage. Mit 142 Textfiguren und 10 farbigen Tafeln.
Geb. 26 Mk. 50 Pfg.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (POTS DAM), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (POTS DAM)

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1920

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden. Der Preis des im Erscheinen begriffenen Bandes beträgt 45 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

Prof. Dr. E. Baur, Potsdam, Sedanstraße 7

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,
Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 40 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 10 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 20 Mk. für den Band bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.

Die Mendelschen Zahlenreihen
bei Monohybriden im Lichte der
Dispersionstheorie.

Von Martin Gauger.

(Eingegangen 20. August 1919.)

Von der Philosophischen Fakultät der Universität Göttingen angenommene Inauguraldissertation.

Inhaltsangabe.

	Seite
Einleitung	146
Kapitel I. Die mathematisch-statistischen Grundlagen	148
§ 1. Die Charakteristika der Mendelschen Reihen	148
§ 2. Echte und unechte Mendelsche Reihen	149
§ 3. Dispersionskriterien	151
§ 4. Klassifizierungsfehler	153
§ 5. Ein Unabhängigkeitskriterium	158
§ 6. Rechentechnische Fragen	159
§ 7. Gang der Untersuchungen	161
Kapitel II. Versuche bei Pisum	161
§ 1. Versuche von Bateson und Miß Killby	161
§ 2. Versuche von Darbshire	175
§ 3. Der Rest des Materials	177
Kapitel III. Versuche bei Mais	179
§ 1. Versuche von Correns und de Vries	179
§ 2. Versuche von Lock	183
Kapitel IV. Der Rest des Materials	190
§ 1. Botanisches Material	190
§ 2. Zoologisches Material	194
Kapitel V. Die Bedeutung des Resultats	197

Einleitung.

Seit der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln im Frühjahr 1900 haben Botaniker und Zoologen in zahlreichen Kreuzungsversuchen eine Spaltung von Merkmalen im Sinne Mendels konstatiert, auch umfangreiche Tabellen liegen vor, in denen ein und derselbe Versuch oft wiederholt ist, und diese erlauben dem Statistiker, die Frage zu beantworten, ob die auftretenden Abweichungen von der Erwartung sich als das Werk des Zufalls erklären lassen, oder ob sie nicht reinen Zufallscharakter besitzen. Die aufgeworfene Frage soll hier im Fall von Monohybriden gelöst werden: sie wird nach dem Vorgang von Herrn Prof. Dr. Felix Bernstein, Göttingen, auf dessen Anregung die Untersuchung entstanden ist, an der Hand der Lexisschen Dispersionstheorie beantwortet werden und lautet im Sinne dieser Theorie: Zeigen die Mendelschen Zahlenreihen bei Monohybriden normale Dispersion?

Die hiermit ausgesprochene Vermutung, daß ein Bernouillisches Schema unsern Reihen zugrunde liege, besitzt ihre Begründung in der Theorie von der Reinheit der Gameten. Die Bastarde sollen nach dieser Theorie — zum mindesten in überaus zahlreichen Fällen — Geschlechtszellen hervorbringen, welche genau zu 50% das eine, zu 50% das andere der elterlichen Merkmale rein besitzen, und wenn wirklich, wie diese Theorie weiter behauptet, die Gameten der Bastarde sich in ganz zufälliger Weise zu F_2 -Individuen vereinigen, so liegt in der Tat ein Vorgang unseren Reihen zugrunde, der dem Urnschema analog ist.

Von dem Augenblick an, in welchem ein solcher Tatbestand vermutet wird, ist nicht mehr die Übereinstimmung der erwarteten und beobachteten relativen Häufigkeiten der mit den verschiedenen Merkmalen behafteten Individuen so interessant als vielmehr die auftretenden Abweichungen. Diese dürfen nicht als unangenehme, die Wahrheit verschleiende Nebenerscheinung aufgefaßt werden, nein, die Art und Weise ihres Auftretens erlaubt bei sorgfältiger Prüfung gewisse Blicke in die Vorgänge beim Experiment, Blicke, die uns das Mikroskop versagt. Die Dispersionsfrage ist für den Statistiker interessant, für den Experimentator von größter Wichtigkeit; nur im Falle normaler Dispersion können vom Standpunkte des Experimentators aus die Untersuchungen in gewisser Hinsicht als abgeschlossen gelten; wird aber anormale Dispersion gefunden, so ist das Resultat des Experiments mit der Theorie der Gametenreinheit nicht vollkommen erklärt, sondern es muß eine weitere Untersuchung folgen.

Daß die Kritik der Mendelschen Zahlenverhältnisse auf streng mathematischer Grundlage aufzubauen ist, leuchtet ein, und doch ist in der Literatur diesem Umstand nicht immer genügend Rechnung getragen; es lassen sich Fälle nachweisen, wo nicht mit Hilfe exakter mathematischer Kriterien, sondern nach dem Gefühl abgeschätzt wurde, und dabei sind gelegentlich Unrichtigkeiten mit unterlaufen¹⁾.

Was wir als Resultat einer Prüfung der Abweichungen in den Zahlenverhältnissen der Mendelschen Reihen erwarten, ist normale oder übernormale Dispersion. Es sei bemerkt, daß in der Literatur auch der Vermutung unternormaler Dispersion gelegentlich Ausdruck verliehen wurde. Das würde bedeuten, daß die Natur durch irgend einen Vorgang dafür gesorgt hätte, daß die Individuen mit den verschiedenen Merkmalen in Zahlenverhältnissen auftreten, die sich enger an die auf Grund der Hypothese von der Gametenreinheit zu erwartenden anschmiegen, als dies beim Bernouillischen Schema der Fall ist. Unsere zytologischen Kenntnisse geben uns keinen Anhaltspunkt für die Existenz eines derartigen Vorgangs und unternormale Dispersion wäre das, was wir am allerwenigsten erwarten. Tatsächlich hat Herr Prof. Bernstein Fälle mit unternormaler Dispersion klargelegt, sie beruhten auf unzulässiger Falleinteilung²⁾.

Aus dem riesigen Umfang der Literatur über Mendelismus kommt für die Beantwortung der Dispersionsfrage nur derjenige Teil in Betracht, der große Tabellen enthält. Fast immer war natürlich die Veranlassung zur Anstellung von Kreuzungsversuchen eine ganz andere als die Absicht, die entstehenden Zahlenreihen näher zu untersuchen. Man wollte in weiteren Fällen die Spaltung von Merkmalen nachweisen und zu diesem Zweck genügte es völlig, das Experiment einige Male zu wiederholen, und das Ziel war erreicht. Für uns kommen alle Tabellen mit ganz geringem Umfang, die sich in der Literatur finden, nicht in Betracht, da sie uns kein sicheres Ergebnis garantieren.

Bedauerlich war im Interesse der Arbeit die Tatsache, daß das Versuchsmaterial in etlichen Fällen nicht detailliert genug publiziert ist, etwa indem nur das Gesamtergebn einer großen Reihe von Experimenten mitgeteilt ist³⁾, während uns hier gerade die Art und Weise

¹⁾ Siehe Johannsens Elemente der exakten Erblchkeitslehre, S. 522.

²⁾ Ich entnehme die diesbezügliche Angabe mit Genehmigung von Herrn Prof. Bernstein aus einer größeren, noch nicht veröffentlichten Untersuchung.

³⁾ Dieser Fall tritt häufig auf, schon in Mendels Abhandlungen.

interessiert, wie sich das Gesamtresultat zusammensetzt, oder indem bei den Einzelversuchen nur die Zahl der Prozente mitgeteilt wird, in der Dominante und Rezessive auftreten¹⁾, während die mathematische Behandlung die Kenntnis der Serienumfänge wegen deren großer Schwankung voraussetzt. Indessen genügte der Umfang des in hinreichender Weise mitgeteilten Materials vollkommen, um ein sicheres Resultat zu garantieren.

Kapitel I. Die mathematisch-statistischen Grundlagen.

§ 1. Die Charakteristika der Mendelschen Reihen.

Die zu behandelnden Reihen wurden sämtlich in derselben Anordnung niedergeschrieben, nämlich in einer ersten Kolonne die Zahl der rezessiven, in einer zweiten Kolonne die Zahl der überhaupt in den einzelnen Versuchen erhaltenen Individuen. Mit α_i oder β_i sei künftig die Zahl der Rezessiven, mit s_i die Anzahl der überhaupt erhaltenen Individuen in der i -ten Serie bezeichnet. Unsere Tabellen haben dann die Form

$$\alpha_i \quad s_i \quad i = 1, 2, \dots n.$$

Dabei bedeutet n die Zahl der Serien und es braucht nicht weiter begründet zu werden, daß die mathematische Behandlung diese Art der Anordnung fordert. Wenn in der ersten Kolonne nicht die Dominanten, sondern die Rezessiven verzeichnet werden, so liegt der Grund hierfür in rechentechnischen Vorteilen.

Aus einer Tabelle über Kreuzungsversuche bei Dihybriden gewinnen wir zwei Reihen über Monohybriden, indem wir zuerst den einen Mendelschen Faktor ignorieren, nachher den anderen. Liegt etwa eine Tabelle der Form

$$a_i \quad b_i \quad c_i \quad d_i \quad i = 1, 2, \dots n$$

vor, in der das klassische Mendelsche Spaltungsverhältnis

$$a_i : b_i : c_i : d_i = 9 : 3 : 3 : 1$$

zu erwarten ist, so erhalten wir in

$$(c_i + d_i) \quad (a_i + b_i + c_i + d_i) \quad i = 1, 2, \dots n$$

$$(b_i + d_i) \quad (a_i + b_i + c_i + d_i) \quad i = 1, 2, \dots n$$

zwei Tabellen obiger Form.

¹⁾ Hierher gehören die umfangreichen Kreuzungsversuche mit Getreide, die Spillmann angestellt hat und die Hurst in Journal of the Horticultural Society Vol. 27, S. 876 ff. mitteilt.

Diese Mendelschen Reihen nun zeichnen sich vom Standpunkt des Statistikers durch die folgenden charakteristischen Eigenschaften aus:

1. Der apriorische Wert der relativen Häufigkeit der α_i ist bekannt; er läßt sich für jeden Fall auf Grund der Hypothese der Gametenreinheit exakt im voraus angeben.

2. Die Umfänge der Serien zeigen erhebliche Schwankungen: sie hängen ab von der Fruchtbarkeit der Einzelindividuen.

3. Die Reihen sind häufig durch Fehler entstellt. Zwei Fehler sind zu nennen:

a) Fehler infolge von Unregelmäßigkeiten bei der Ausführung des Versuchs.

b) Klassifizierungsfehler.

Diesen Eigenschaften der Reihen muß die mathematisch-statistische Behandlung Rechnung tragen und wir kommen noch ausführlich auf sie zu sprechen.

§ 2. Echte und unechte Mendelsche Reihen¹⁾.

Es ist unsere erste Aufgabe, die Berechtigung der Annahme zu prüfen, daß dem Gesamtergebn einer zu kritisierenden Reihe in der Tat die errechnete apriorische Wahrscheinlichkeit zugrunde liegt. Bezeichnen wir diese letztere mit p , wo also p die apriorische relative Häufigkeit der Rezessiven bedeutet, so vergleichen wir die empirische relative Häufigkeit

$$\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i}$$

mit

$$p \pm \sqrt{\frac{p q}{\sum s_i}}$$

wo

$$q = 1 - p$$

gesetzt ist und p mit seinem apriorischen mittleren Fehler versehen ist. Bei diesem Vergleich ist auch eine kleine Überschreitung der gezogenen Grenzen erlaubt, da nach der Theorie nur in 68% aller Fälle die Einhaltung der Grenzen gefordert wird. Wenn z. B. bei drei Tabellen ähnlichen Umfangs die Grenzen zweimal eingehalten, das dritte Mal leicht überschritten werden, so widerspricht diese letzte Abweichung nicht der Annahme einer zugrunde liegenden mathematischen Wahrscheinlichkeit p , sondern sie bestätigt sie geradezu, da alsdann der

¹⁾ Die Bezeichnungen Mittelwertkriterium, echte, unechte Mendelsche Reihe übernehme ich von Herrn Prof. Bernstein.

allerwahrscheinlichste Fall aufgetreten ist. Der obige Vergleich zwischen empirischer und apriorischer relativer Häufigkeit heie Mittelwertskriterium¹⁾. Im Falle gengender bereinstimmung nennen wir die Reihe eine echte Mendelsche Reihe, andernfalls eine unechte.

Um nun gleich hier das Gesamtergebnis der Untersuchung in Krze mitzuteilen, es wurde gefunden, da echte Mendelsche Reihen immer normale Dispersion zeigen, und nicht ein einziger Fall zweifelsfreier bernormaler Dispersion wurde bei gengender bereinstimmung im Mittelwertskriterium gefunden. Im Fall der unechten Mendelschen Reihe lt sich eine Kritik nicht in so kurzen Worten zusammenfassen, vielmehr mu geprft werden, was die Abweichung im Mittelwertskriterium hervorgerufen hat. Hier sind drei Flle mglich, je nachdem die Abweichung veranlat ist

1. durch Eigentmlichkeiten des biogenetischen Vorgangs,
2. durch Unregelmigkeiten bei Ausfhrung des Versuchs,
3. durch Klassifizierungsfehler.

ad 1. Als Eigentmlichkeit des biogenetischen Vorgangs kann z. B. der Fall auftreten, da eine Gametenkombination eine geringere Lebensfhigkeit besitzt als die andern und zum Teil abstirbt: alsdann werden in allen Serien der Tabelle systematisch die relativen Hufigkeiten der Rezessiven vermehrt bzw. vermindert; und eine entsprechende Abweichung im Mittelwertskriterium hervorgerufen. Betrachtet man weiter in einer solchen Reihe die Schwankungen um den empirischen Wert $\frac{\sum \alpha_i}{\sum s_i}$

der relativen Hufigkeit, so verteilen sich die Abweichungen natrlich nicht nach dem Bernouillischen Schema, sondern wir haben bernormale Dispersion zu erwarten. Ein klassisches Beispiel solcher Flle werden wir bei Correns finden.

ad 2. Whrend in 1 eine unechte Mendelsche Reihe zustande kommen wird, wie oft und wie sorgfltig auch immer dasselbe Experiment wiederholt wird, ist hier zu sagen, da eine Abweichung im Mittelwertskriterium durch uere, beim Versuch vorkommende Unregelmigkeiten, wie Fremdbestubung, verursacht werden kann. Dieser Fall tritt hufig ein und es ist an der Hand der Bemerkungen des Experimentators von Fall zu Fall zu entscheiden, inwieweit durch Streichung einzelner Serien die Verwertung solcher Tabellen mglich wird. Gegen jede willkrliche Streichung mte protestiert werden, und wo Zweifel auftreten, inwie-

¹⁾ Siehe Anm. 1 S. 149.

weit Störungen der genannten Art vorliegen, da kann der betreffenden Reihe kein Gewicht beigelegt werden.

ad 3. Wir werden den Fall von Klassifizierungsfehlern in § 4 besprechen.

§ 3. Dispersionskriterien.

Zur Prüfung der Übereinstimmung der in den Kreuzungsversuchen erhaltenen Resultate mit der Erwartung werden beliebige Fehlerpotenzen mit ihren apriorischen Werten verglichen. Sei

$$v_i = \frac{a_i}{s_i} - p$$

so ist der aus den m ten Potenzen zu berechnende empirische Fehler durch die Gleichung

$$(f_m \text{ emp.})^m = \frac{\sum s_i |v_i|^m}{\sum s_i}$$

definiert. $f_m \text{ emp.}$ bedeutet dabei also, „empirischer Fehler m ter Potenz“. Wir führen alsdann eine Größe K_m ein, die wir durch die Gleichung

$$(K_m \text{ emp.})^m = \frac{(f_m \text{ emp.})^m}{MH \langle (f_m \text{ emp.})^m \rangle} \cdot \cdot \cdot \cdot (1).$$

definieren. $MH (. . .)$ möge dabei von jetzt ab immer als „mathematische Hoffnung von . . .“ gelesen werden. K_m gibt offenbar das Maß der Übereinstimmung zwischen empirischer und theoretischer Summe der m ten Fehlerpotenzen an. Wegen der obigen Definition von $f_m \text{ emp.}$ läßt sich statt (1) auch schreiben:

$$(K_m \text{ emp.})^m = \frac{\sum s_i |v_i|^m}{\sum \langle s_i MH (|v_i|^m) \rangle} \cdot \cdot \cdot \cdot (2).$$

$$\text{Daß} \quad K_m^m \text{ apr.} = 1$$

ist, leuchtet ein, wir müssen jedoch noch den mittleren Fehler der Gleichung (2) bestimmen. $MF (. . .)$ werde als „mittlerer Fehler von (. . .)“ gelesen. Nach der Definition des mittleren Fehlers ist für alle v_i :

$$\langle MF (|v_i|^m) \rangle^2 = MH \langle |v_i|^m \rangle - MH (|v_i|^m)^2$$

was ausgerechnet

$$= MH (|v_i|^{2m}) - \langle MH |v_i|^m \rangle^2$$

wird. Es folgt

$$MF (s_i |v_i|^m) = s_i \sqrt{MH (|v_i|^{2m}) - \langle MH |v_i|^m \rangle^2}$$

und nach dem Fehlerübertragungsgesetz

$$MF \langle \sum (s_i |v_i|^m) \rangle = \sqrt{\sum s_i^2 \langle MH |v_i|^{2m} - (MH |v_i|^m)^2 \rangle},$$

so daß

$$K_m^{\text{apr.}} = 1 \pm \frac{1}{\Sigma \langle s_i \text{ MH } (|v_i|^m) \rangle} \sqrt{\Sigma s_i^2 \langle \text{MH } (|v_i|^{2m}) - (\text{MH } |v_i|^m)^2 \rangle} \quad (2a).$$

Die Formeln (2) und (2a) liefern das die m ten Fehlerpotenzen berücksichtigende Kriterium und (2a) stellt den apriorischen Wert der Gleichung (2) dar. m kann noch beliebig gewählt werden.

Für $m = 2$ erhält man durch Einsetzen von

$$\text{MH } (|v_i|^4) = \frac{3}{4 h_i^4} \text{ und } \text{MH } (|v_i|)^2 = \frac{1}{2 h_i^2},$$

wo h_i wie üblich die Präzision bedeutet, das Lexissche Dispersionskriterium

$$Q^2 \text{ emp.} = (K_2 \text{ emp.})^2 = \frac{\Sigma s v^2}{n p q};$$

$$Q^2 \text{ apr.} = 1 \pm \sqrt{\frac{2}{n}};$$

oder

$$Q \text{ emp.} = \sqrt{\frac{\Sigma s v^2}{n p q}}; \quad (3)$$

$$Q \text{ apr.} = 1 \pm \sqrt{\frac{1}{2n}} \quad (3a).$$

Analog liefert $m = 1$ ein Kriterium, das die durchschnittlichen Fehler untersucht. Da

$$\text{MH } |v_i| = \frac{1}{h_i \sqrt{\pi}},$$

so erhalten wir, indem wir statt K_1 den Buchstaben Θ schreiben:

$$\Theta \text{ emp.} = \sqrt{\frac{\pi}{2 p q}} \frac{\Sigma s |v|}{\Sigma \sqrt{s}} \quad (4)$$

$$\Theta \text{ apr.} = 1 \pm \sqrt{\frac{\pi-2}{2}} \frac{\sqrt{\Sigma s}}{\Sigma \sqrt{s}} \quad (4a).$$

Bei konstantem Σs erreicht der mittlere Fehler von Θ sein Minimum bei Gleichheit der Serienumfänge.

Für $m = 1/2$ führen uns die Formeln zu einem Vergleich des empirischen und apriorischen quasiwahrscheinlichen Fehlers. Hier ist

$$\text{MH } (\sqrt{|v_i|}) = \sqrt{\frac{k'}{h_i}};$$

wenn

$$\sqrt{k'} = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^\infty \sqrt{t} e^{-t^2} dt$$

definiert wird. Die Formeln (2) und (2a) liefern, wenn wir statt $K_{1/2}$ immer R schreiben:

$$R \text{ emp.} = \frac{1}{k' \sqrt{2 p q}} \frac{(\sum s \sqrt{|v|})^2}{(\sum s^{3/4})^2} \quad . \quad . \quad . \quad (5)$$

$$\sqrt{R} \text{ apr.} = 1 \pm \sqrt{\frac{1}{k' \sqrt{\pi}} - 1} \frac{\sqrt{\sum s^{3/2}}}{\sum s^{3/4}}$$

also

$$R \text{ apr.} = 1 \pm 2 \sqrt{\frac{1}{k' \sqrt{\pi}} - 1} \frac{\sqrt{\sum s^{3/2}}}{\sum s^{3/4}} \quad . \quad . \quad (5a).$$

Außer dem vorgeführten Kriterium, in welchem die Summe der gewogenen Fehlerpotenzen ausgerechnet und mit dem apriorisch zu erwartenden Wert verglichen wird, gibt es noch manche andere Kriterien zur Prüfung der Identität von mathematischer und statistischer Wahrscheinlichkeit.

Wenn wie früher,

$$v_i = \frac{a_i}{s_i} - p$$

gesetzt wird, so zählt man die positiven und die negativen v_i ab, es ist zu erwarten, daß der Fehler $n/2$ mal positiv und $n/2$ mal negativ wird.

Um die Verteilung der Fehler v_i mit der theoretisch zu erwartenden Verteilung zu vergleichen, betrachtet man den Quotienten aus dem absoluten Betrag des beobachteten Fehlers und dem apriorischen mittleren Fehler; dieser Quotient werde mit k_i bezeichnet:

$$k_i = \left| \frac{|v_i| \sqrt{s_i}}{\sqrt{p q}} \right|$$

es ist zu erwarten, daß z. B.

$$0,38 \cdot n \text{ mal} \quad k_i < 0,5$$

$$0,30 \cdot n \text{ mal} \quad 0,5 < k_i < 1,0$$

$$0,32 \cdot n \text{ mal} \quad 1,0 < k_i$$

wird¹⁾.

§ 4. Klassifizierungsfehler.

Wir besprechen hier den Fall, daß eine uns vorliegende Mendelsche Reihe in der Weise entsteht, daß mehrere Individuen der

¹⁾ Tafeln zur Berechnung finden sich z. B. in Wellischs Theorie und Praxis der Ausgleichungsrechnung I, sowie in anderen Lehrbüchern.

falschen Kategorie zugeteilt wurden, daß fälschlicherweise eine Anzahl rezessiver Individuen zu den Dominanten gezählt wurden und umgekehrt.

Treten solche Fehler in den verschiedenen Serien einer Reihe nur sehr spärlich auf, so darf die Reihe trotz dieser Fehler sehr wohl zur Lösung unserer Frage herangezogen werden. Ohne Zweifel liegen in den Reihen auch hin und wieder Klassifizierungsfehler verborgen, welche der Experimentator nicht wahrnehmen konnte.

Reihen mit sehr zahlreichen Klassifizierungsfehlern werden Unstimmigkeiten in allen Kriterien zeigen. Indessen teilt uns in solchem Falle der Experimentator bei seiner Beschreibung der Versuche mit, daß eine zweifelsfreie Klassifizierung unmöglich gewesen sei, und hält uns durch diese Bemerkung im voraus von einer mathematisch-statistischen Verwertung in unserem Sinne ab.

In vielen Fällen treten Klassifizierungsfehler in mäßiger Anzahl und wohl mit Vorliebe in ein und derselben Richtung auf, derart, daß in allen Serien gleichmäßig die Zahl der Rezessiven um mehrere Einheiten vermehrt oder vermindert wird und diesem Fall wollen wir jetzt unser Augenmerk zuwenden.

In möglichster Anlehnung an die schon eingeführte Bezeichnung bedeute

- α_i die Zahl der phänotypisch Rezessiven, d. h. die durch Klassifizierungsfehler entstellte Zahl der Rezessiven in der i ten Serie,
- a_i die Zahl der genotypisch Rezessiven, d. h. die Zahl der auf Grund ihrer genotypischen Struktur „rezessiv“ zu nennenden Individuen in der i ten Serie,
- s_i die Zahl der in der i ten Serie überhaupt erhaltenen Individuen,
- n sei wieder die Zahl der Serien und
- p die auf Grund der Theorie von der Reinheit der Gameten errechnete Wahrscheinlichkeit des Auftretens eines rezessiven Individuums.

Sodann nehmen wir an, daß in allen n -Serien der gleiche Prozentsatz von Rezessiven fälschlicherweise den Dominanten zugerechnet worden sei, daß also für alle $i = 1, 2 \dots n$

$$\alpha_i = a_i - \vartheta a_i \dots \dots \dots (1)$$

gelte, wo ϑ eine Konstante, und zwar

$$0 \leq \vartheta \leq 1 \quad \text{ist.}$$

Ferner sei

$$p' = \frac{\sum a}{\sum s}$$

und

$$Q'^2 = \frac{1}{n p q} \sum s_i \left(\frac{a_i}{s_i} - p \right)^2,$$

während

$$p'' = \frac{\sum \alpha}{\sum s}$$

und

$$Q''^2 = \frac{1}{n p q} \sum s_i \left(\frac{\alpha_i}{s_i} - p \right)^2.$$

Beobachten wir nunmehr, welchen Einfluß die Klassifizierungsfehler im Mittelwerts- und Dispersionskriterium ausüben! Zu diesem Zweck bezeichnen wir mit

Z (M. Kr.)

die Differenz zwischen den relativen Häufigkeiten der Rezessiven, wie sie aus den Reihen

$$\alpha_i \quad s_i \quad i = 1, 2 \dots n \dots \dots \dots (2)$$

und

$$a_i \quad s_i \quad i = 1, 2 \dots n \dots \dots \dots (3)$$

sich ergeben, ausgedrückt in Einheiten des mittleren in der relativen Häufigkeit p zu befürchtenden Fehlers. Und entsprechend bezeichnen wir mit

Z (D. Kr.)

die Differenz zwischen den Quadraten der aus den Reihen (2) und (3) errechneten Dispersionskoeffizienten, ausgedrückt in Einheiten des mittleren im Quadrat des Dispersionsquotienten zu befürchtenden Fehlers, so daß also in Kürze die neu eingeführten Größen als

$$Z \text{ (M. Kr.)} = (p'' - p') \frac{1}{MF(p)} \dots \dots \dots (4)$$

$$Z \text{ (D. Kr.)} = (Q''^2 - Q'^2) \frac{1}{MF(Q^2)} \dots \dots \dots (5)$$

definiert sind und klar ist, daß die Größen $|Z \text{ (M. Kr.)}|$ und $|Z \text{ (D. Kr.)}|$ die Stärke des Einflusses kennzeichnen, den die Klassifizierungsfehler auf die betreffenden Kriterien ausüben.

Aus

$$MF(p) = \sqrt{\frac{p q}{\sum s}}$$

und

$$MF(Q^2) = \sqrt{\frac{2}{n}}$$

und den Definitionen von p' und Q' , p'' und Q'' ergibt sich mit Hilfe von (1)

$$Z(\text{M. Kr.}) = -\vartheta p' \sqrt{\frac{\sum s}{p q}} \quad . \quad . \quad . \quad (4a)$$

$$Z(\text{D. Kr.}) = \frac{1}{n p q} \left\{ \sum s_i \left(\frac{a_i}{s_i} - p \right)^2 - \sum s_i \left(\frac{a_i}{s_i} - p \right)^2 \right\} \sqrt{\frac{n}{2}}$$

und nach leichter Umformung

$$Z(\text{D. Kr.}) = \sqrt{\frac{\vartheta}{2 n}} \left\{ (\vartheta - 2) \left(n Q'^2 - \frac{p}{q} \sum s \right) + 2(\vartheta - 1) \frac{p'}{q} \sum s \right\} \quad (5a).$$

Die Größen p' und Q' sind nun aber unbekannt und können auf keine Art und Weise gewonnen werden. Doch wollen wir annehmen, daß die Reihe (3) in hohem Grade den theoretischen Erwartungen genüge, d. h. daß die uns tatsächlich vorliegende Reihe (2), wären nicht Klassifizierungsfehler aufgetreten, ein p' nahe p und ein Q' nahe 1 ergeben hätte. Wir wollen einmal geradezu

$$p' = p$$

und

$$Q' = 1$$

setzen, was nach leichter Umformung aus (4a) und (5a)

$$Z_a(\text{M. Kr.}) = -\vartheta \sqrt{\frac{p}{q} \sum s} \quad . \quad . \quad . \quad (4b)$$

$$Z_a(\text{D. Kr.}) = \vartheta \sqrt{\frac{n}{2}} \left\{ \vartheta \left(1 + \frac{p}{q} \frac{\sum s}{n} \right) - 2 \right\} \quad . \quad . \quad (5b)$$

bewirkt, wobei der Index a anzeigen möge, daß statt p' und Q' die wahrscheinlichen Werte dieser Größen eingesetzt sind.

$$|Z_a(\text{M. Kr.})| > |Z_a(\text{D. Kr.})| \quad . \quad . \quad . \quad (6)$$

bedeutet, daß das Mittelwertskriterium stärker beeinflusst wird als das Dispersionskriterium. Tatsächlich ist nun fast immer die wegen (4b) und (5b) mit (6) identische Ungleichung

$$\left| \sqrt{2 \cdot \frac{p}{q} \frac{\sum s}{n}} \right| > \left| \vartheta \left(1 + \frac{p}{q} \frac{\sum s}{n} \right) - 2 \right| \quad . \quad . \quad (6a)$$

erfüllt. Die folgende Tabelle gibt an, welche Grenzen die durchschnittliche Serienzahl einhalten muß, damit (6a) erfüllt ist, wenn $\vartheta = 0,1$ bzw. $0,2$, $p = 0,5$ bzw. $0,25$ ist.

	$\vartheta = 0,1$	$\vartheta = 0,2$
$p = 0,5$	$2 \leq \frac{\sum s}{n} \leq 236$	$2 \leq \frac{\sum s}{n} \leq 66$
$p = 0,25$	$5 \leq \frac{\sum s}{n} \leq 709$	$4 \leq \frac{\sum s}{n} \leq 200$

Aus den vorstehenden Betrachtungen geht hervor, daß meistens bei unsern Reihen das Dispersionskriterium schwächer als das Mittelwertskriterium beeinflußt wird, weil meistens (6a) erfüllt ist, so daß also gelegentlich der Fall eintreten kann, daß ein Dispersionskoeffizient innerhalb der Fehlergrenzen errechnet wird, obgleich die empirische relative Häufigkeit ihre Grenzen überschritten hat. Tatsächlich weist die Literatur eine größere Anzahl solcher unechter Mendelscher Reihen mit normaler Dispersion auf. Daß diese Erscheinung auf Klassifizierungsfehler zurückzuführen ist, erscheint für viele Fälle jetzt plausibel und die Tatsache, daß solche Mendelsche Reihen besonders bei Farbenmerkmalen zu finden sind, wo ohnehin die Möglichkeit falscher Klassifizierung in erhöhtem Maße vorliegt, bestärkt noch unsere Annahme.

Ein Beispiel möge noch folgen. Wir bringen auf S. 196 eine Reihe mit den Daten

$$\Sigma \alpha = 323,$$

$$\Sigma s = 604,$$

$$p = 0,5,$$

$$n = 32$$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,535 \text{ (erw. } 0,500 \pm 0,020),$$

$$Q = 1,05 \text{ (erw. } 1 \pm 0,12).$$

Es handelt sich um ein Farbenmerkmal. Man findet¹⁾ $|\theta| = \frac{21}{302}$ und

$$|Z_a \text{ (M. Kr.)}| = 1,71,$$

$$|Z_a \text{ (D. Kr.)}| = 0,17,$$

also im Dispersionskriterium eine zehnmal schwächere Einwirkung infolge von Klassifizierungsfehlern als im Mittelwertskriterium.

Die Grundlage für die ganze Überlegung, die wir hier durchgeführt haben, bildet Gleichung (1), die allerdings etwas willkürlich ist, aber nach unserem Gefühl der Wahrheit näher kommt als andere, eine einfache rechnerische Durchföhrung gestattende Annahmen, die man etwa sonst machen könnte.*

¹⁾ Unter der Annahme, daß in allen Serien derselbe Prozentsatz von Dominanten den Rezessiven zugezählt worden sei und der Abweichung im Mittelwertskriterium nur auf Klassifizierungsfehler zurückzuführen sei.

§ 5. Ein Unabhängigkeitskriterium.

Obgleich auf die Kreuzungsversuche bei Dihybriden nicht näher eingegangen werden soll, sei hier doch ein notwendiges Kriterium für Unabhängigkeit der Faktorenvererbung entwickelt. In der F_2 -Generation treten im Fall der Dominanz je eines Merkmals zweier Merkmalspaare über das andere beim klassischen Mendelschen Fall Phänotypen

$$a_i \quad b_i \quad c_i \quad d_i$$

auf, deren Anzahl sich wie

$$9 : 3 : 3 : 1$$

verhält, und die, in der gebräuchlichen Art geschrieben, die genotypischen Strukturen

$$AB \quad Ab \quad aB \quad ab^1)$$

besitzen. Setzen wir

$$\alpha_i = b_i + d_i,$$

$$\beta_i = c_i + d_i,$$

$$s_i = a_i + b_i + c_i + d_i,$$

so wollen wir prüfen, ob die relativen Häufigkeiten der Rezessiven, ob α/s und β/s unabhängig voneinander im Verlauf der Reihe ihre Schwankungen ausführen, wobei wir voraussetzen, daß im Mittelwertskriterium sowohl $\Sigma \alpha_i : \Sigma s_i$ als $\Sigma \beta_i : \Sigma s_i$ mit p genügend übereinstimmen. Wir beobachten die Differenz

$$v_i = \frac{\alpha_i}{s_i} - \frac{\beta_i}{s_i},$$

welche als Differenz gleich genauer Beobachtungen aufgefaßt den apriorischen mittleren Fehler

$$\sqrt{\frac{2 p q}{s_i}}$$

besitzt. Aus

$$MH (v_i^2) = \frac{2 p q}{s_i}$$

folgt

$$MH (\Sigma s_i v_i^2) = 2 n p q$$

und wir erhalten empirisch

¹⁾ A und B bedeuten das dominante, a und b das rezessive Merkmal, sind also nicht mit a_i , b_i zu verwechseln.

$$Q = \sqrt{\frac{\sum s_i v_i^2}{2 n p q}} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (6)$$

während

$$Q \text{ apr.} = 1 \pm \sqrt{\frac{1}{2 n}} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (6a)$$

wird. Die Formel (6) können wir wegen

$$\alpha_i - \beta_i = b_i - c_i$$

einfacher in der Form

$$Q = \sqrt{\frac{1}{2 n p q} \sum \frac{(b_i - c_i)^2}{s_i}}$$

zur Rechnung benutzen, und bemerken, daß die Ausrechnung von

$$\sum \frac{(b_i - c_i)^2}{s_i}$$

sehr einfach ist, da $b_i - c_i$ eine kleine, oft einstellige Zahl ist, und somit $(b_i - c_i)^2$ durch Kopfrechnung sofort aus der Tabelle der a_i , b_i , c_i , d_i entnommen wird.

§ 6. Rechentechnische Fragen.

Die numerische Berechnung der in § 3 aufgestellten Werte $Q \text{ emp.}$, $\Theta \text{ emp.}$, $R \text{ emp.}$ und k_i wurde in der im folgenden skizzierten Weise ausgeführt.

Der in Q vorkommende Ausdruck $\sum s_i v_i^2$ wurde in die folgende Form gebracht:

$$\sum s v^2 = \sum \frac{\alpha^2}{s} + p^2 \sum s - 2 p \sum \alpha;$$

α_i^2 läßt sich aus einer Tafel der Quadrate der Zahlen entnehmen und die Division $\alpha_i^2 : s_i$ wurde für alle Serien bis zur dritten Dezimale ausgeführt, die letztere wurde auf- und abgerundet. Da die Terme $p^2 \sum s$ und $2 p \sum \alpha$ fehlerfrei berechnet werden, so wird der Fehler von $\sum s v^2$

$$F (\sum s v^2) < n \cdot 0,0005$$

und somit

$$F (Q^2) = F \left(\frac{\sum s v^2}{n p q} \right) < \frac{1}{p q} 0,0005$$

so daß für $p = 0,5$

$$F (Q^2) < 0,002.$$

für $p = 0,25$

$$F(Q^2) < 0,003$$

und sich, da stets $Q > \frac{1}{2}$ angenommen werden kann, immer

$$F(Q) < 0,003$$

ergibt. Wir können somit die zweite Dezimale von Q garantieren, was vollauf genügt.

Setzen wir

$$d_i = \frac{\alpha_i}{p} - s_i,$$

so gehen die Formeln (4) und (5) in § 3 in Ausdrücke über, die der numerischen Berechnung keine Schwierigkeit machen. Wir erhalten für $p = 0,25$

$$d_i = 4 \alpha_i - s_i$$

$$\Theta \text{ emp.} = \sqrt{\frac{\pi}{2}} \sqrt{\frac{1}{3} \frac{\sum |d|}{\sum V_s}} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (7)$$

$$R \text{ emp.} = \frac{1}{k'} \frac{1}{\sqrt{6}} \left(\frac{\sum V_s |d|}{\sum s^{3/4}} \right)^2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (8)$$

für $p = 0,5$

$$d_i = 2 \alpha_i - s_i$$

$$\Theta \text{ emp.} = \sqrt{\frac{\pi}{2}} \frac{\sum |d|}{\sum V_s} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (9)$$

$$R \text{ emp.} = \frac{1}{k'} \frac{1}{\sqrt{2}} \left(\frac{\sum V_s |d|}{\sum s^{3/4}} \right)^2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (10)$$

In beiden Fällen gilt nach (4a) und (5a)

$$\Theta \text{ apr.} = 1 \pm 0,7555 \frac{V \sum s}{\sum V_s} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (11)$$

$$R \text{ apr.} = 1 \pm 0,850 \frac{V \sum s^{3/2}}{\sum s^{3/4}} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (12)$$

k_i endlich ist als

$$k_i = \sqrt{\frac{p}{q}} \frac{|d_i|}{V_{s_i}} \text{ zu berechnen.}$$

§ 7. Gang der Untersuchungen.

Hier soll der Weg skizziert werden, der zur Gewinnung der Resultate eingeschlagen wurde.

Am sichersten war ein Ergebnis zu erwarten bei jenen Versuchen, die schon von Mendel angestellt und seitdem von zahlreichen Forschern wiederholt wurden, bei den Kreuzungsversuchen mit Erbsen, die sich hinsichtlich der Farbe oder Gestalt der Samen unterschieden, und es zeigte sich, daß der von Mendel als der botanisch einfachste erkannte Fall auch der mathematisch-statistischen Behandlung die geringsten Schwierigkeiten bot. Sämtliche Reihen zeigten genügende Übereinstimmung im Mittelwertskriterium und normale Dispersion.

Alsdann wurde das umfangreiche Material über Kreuzungsversuche mit *Zea Mays* untersucht. Hier fanden sich neben echten auch unechte Mendelsche Reihen verschiedener Art.

Es blieb übrig, das gefundene Resultat durch weiteres Material zu bestätigen. In der Tat zeigte sich, daß sowohl die Prüfung weiterer botanischer Reihen als Stichproben aus zoologischem Material, Übereinstimmung mit dem bei *Pisum* und *Zea Mays* gefundenen Resultat zeigten.

Es sei bemerkt, daß das Material über Vererbung des Geschlechts und das Material über Mendelsche Vererbung beim Menschen nicht näher untersucht wurde.

Kapitel II. Versuche bei *Pisum*.

§ 1. Versuche von Bateson und Miß Killby.

Im II. Band der Reports to the Evolution Committee¹⁾ berichten Bateson und Miß Killby über ihre Versuche bei *Pisum*. Die S. 70 ff. befindlichen Tabellen geben die Anzahl der gelben und grünen bzw. der runden und runzligen F_2 -Samen. Ignorieren wir die „zweifelhaften“ und streichen wir die mit + bezeichneten Versuche als minderwertig, da bei ihnen schon vor der Zählung eine Anzahl Samen weggeworfen wurde, so können wir die Tabellen in folgender Form schreiben:

¹⁾ R. t. t. E. C. II, London, 1905.

Tabelle I. Gelb-grün.

	♀	♂	α (grün)	s (zus.)	$\alpha^2 : s$	d
1	L.'s A. ¹⁾	Serp.	26	103	6,563	+ 1
2			21	105	4,200	— 21
3			28	144	5,444	— 32
4			21	78	5,654	+ 6
5			44	182	10,637	— 6
6			31	127	7,567	— 3
7			17	73	3,959	— 5
8			33	123	8,854	+ 9
9			22	98	4,939	— 10
10			16	67	3,821	— 3
11			7	26	1,885	+ 2
12			8	28	2,286	+ 4
13			18	85	3,812	— 13
14	Serp.	L.'s A.	2	6	0,667	+ 2
15			9	56	1,446	— 20
16			16	58	4,414	+ 6
17	Tph.	E. Gt.	9	69	1,174	— 33
18			5	24	1,042	— 4
19			11	37	3,270	+ 7
20	E. Gt.	Tph.	7	30	1,633	— 2
21			10	25	4,000	+ 15
22			22	75	6,453	+ 13
23	Vict.	F. B.	10	41	2,439	— 1
24			46	187	11,316	— 3
25			38	131	11,023	+ 21
26			53	191	14,707	+ 21
27			32	109	9,394	+ 19
28	F. B.	Deb.	16	74	3,459	— 10
29			79	377	16,554	— 61
30			2	12	0,333	— 4
31			66	229	19,022	+ 35
32			72	245	21,159	+ 43
33	F. B.	N. de B.	35	142	8,627	— 2
34			41	152	11,059	+ 12
35			21	90	4,900	— 6
36			44	189	10,243	— 13

¹⁾ Wir benutzen die Abkürzungen für die Namen der Varietäten, wie sie Bateson gebraucht und setzen ein Verzeichnis der ausgeschriebenen Namen hinter Tabelle III.

Zu Tabelle I. Fortsetzung von S. 162.

	♀	♂	α (grün)	s (zus.)	$\alpha^2 : s$	d
37	F. B.	N. de B.	64	261	15,693	— 5
38			30	121	7,438	— 1
39			54	216	13,500	0
40			24	91	6,330	+ 5
41			36	133	9,744	+ 11
42			14	84	2,333	— 28
43			25	74	8,446	+ 26
44			7	23	2,130	+ 5
45			15	46	4,891	+ 14
46			34	126	9,175	+ 10
47			29	106	7,934	+ 10
48			12	52	2,769	— 4
49			2	6	0,667	+ 2
50			13	48	3,521	+ 4
51			13	48	3,521	+ 4
52			2	14	0,286	— 6
53			5	23	1,087	— 3
54			4	14	1,143	+ 2
55			7	20	2,450	+ 8
56	N. de B.	F. B.	46	157	13,478	+ 27
57			18	87	3,724	— 15
58			12	35	4,114	+ 13
59	B. P.	Deb.	24	79	7,291	+ 17
60			20	52	7,692	+ 28
61	Sabre.	Exp.	27	97	7,515	+ 11
62			16	60	4,267	+ 4
63			2	15	0,267	— 7
64			26	107	6,318	— 3
65			32	132	7,758	— 4
66			29	104	8,087	+ 12
67			4	38	0,421	— 22
68			14	38	5,158	+ 18
69			37	132	10,371	+ 16
70			4	16	1,000	0
71	Exp.	Sabre.	6	19	1,895	+ 5
72			17	66	4,379	+ 2
73			20	103	3,883	— 23
74			13	54	3,130	— 2
75			32	106	9,660	+ 22
76			24	113	5,097	— 17

Tabelle II. Rund-runzlig.

	♀	♂	β (runzlig)	s (zus.)	$\beta^2 : s$	d
1	L.'s A.	Exp.	20	93	4,301	— 13
2			10	40	2,500	0
3	Exp.	L.'s A.	28	98	8,000	+ 14
4			7	35	1,400	— 7
5			2	16	0,250	— 8
6			17	84	3,440	— 16
7			25	98	6,378	+ 2
8			28	109	7,193	+ 3
9			14	60	3,267	— 4
10			12	52	2,769	— 4
11			11	45	2,689	— 1
12			20	108	3,704	— 28
13			28	88	8,909	+ 24
14			46	160	13,225	+ 24
15			38	140	10,314	+ 12
16			15	76	2,961	— 16
17			37	132	10,371	+ 16
18			40	127	12,598	+ 33
19			19	72	5,014	+ 4
20			25	94	6,649	+ 6
21			33	109	9,991	+ 23
22			9	49	1,653	— 13
23	L.'s A.	B. P.	28	132	5,939	— 20
24			35	169	7,249	— 29
25			21	117	3,769	— 33
26			32	139	7,367	— 11
27			6	29	1,241	— 5
28	L.'s A.	F. B.	21	109	4,046	— 25
29			29	99	8,495	+ 17
30			11	37	3,270	+ 7
31	F. B.	L.'s A.	18	57	5,684	+ 15
32			37	116	11,802	+ 32
33			31	109	8,817	+ 15
34			40	160	10,000	0
35			39	137	11,102	+ 19
36	Deb.	Serp.	1	7	0,143	— 3
37			6	31	1,161	— 7
38			9	39	2,077	— 3
39			26	83	8,145	+ 21
40	B. Q.	N. de B.	92	345	24,533	+ 23
41			22	130	3,723	— 42

Zu Tabelle II. Fortsetzung von S. 164.

	♀	♂	β (runzlig)	s (zus.)	$\beta^2 : s$	d
42	B. Q.	N. de B.	13	63	2,683	— 11
43			45	196	10,332	— 16
44	Serp.	Sabre	12	44	3,273	+ 4
45			2	18	0,222	— 10
46			8	46	1,391	— 14
47	Serp.	N. de B.	14	56	3,500	0
48			15	64	3,516	— 4
49			0	6	0,000	— 6
50			24	94	6,128	+ 2
51	F. B.	Tph.	119	451	31,399	+ 25
52			22	77	6,286	+ 11
53			24	90	6,400	+ 6
54			20	89	4,494	— 9
55			9	32	2,531	+ 4
56			2	6	0,667	+ 2
57			9	41	1,976	— 5
58	Exp.	Tph.	29	123	6,837	— 7

Tabelle III. Dihybriden.

	♀	♂	α (grün)	β (runzlig)	s zus.	$\alpha^2 : s$	$\beta^2 : s$	d (α) ¹⁾	d (β) ¹⁾	$(\alpha - \beta)^2 : s$
1	Serp.	Exp.	8	12	38	1,684	3,789	— 6	+ 10	0,4211
2			15	13	45	5,000	3,756	+ 15	+ 7	0,0889
3	Exp.	Serp.	44	43	201 ²⁾	9,632	11,072	— 25	+ 5	0,4850
4			20	22	107	3,788	4,523	— 27	— 19	0,0374
5			30	22	118	7,627	4,102	+ 2	— 30	0,5424
6			53	54	229	12,266	12,734	— 17	— 13	0,0044
7			32	40	147	6,966	10,884	— 19	+ 13	0,4354
8			33	43	140	7,779	13,207	— 8	+ 32	0,7143
9			56	64	211	14,863	19,412	+ 13	+ 45	0,3033
10			20	15	84	4,762	2,679	— 4	— 24	0,2976
11			22	37	131	3,695	10,450	— 43	+ 17	1,7176
12			34	18	105	11,010	3,086	+ 31	— 33	2,4381
13			35	33	137	8,942	7,949	+ 3	— 5	0,0292
14			12	13	64	2,250	2,641	— 16	— 12	0,0156

¹⁾ d (α) = 4 α — s; d (β) = 4 β — s.²⁾ 34 der 201 Individuen waren hinsichtlich des Merkmals rund-runzlig zweifelhaft.

Zu Tabelle III. Fortsetzung von S. 165.

	♀	♂	α (grün)	β (runzlig)	s zus.	$\alpha^2:s$	$\beta^2:s$	d (α)	d (β)	$(\alpha-\beta)^2:s$
15	Exp.	Serp.	30	17	108	8,333	2,676	+ 12	- 40	1,5648
16			14	18	85	2,306	3,812	- 29	- 13	0,1882
17			8	10	33	1,939	3,030	- 1	+ 7	0,1212
18			17	16	70	4,129	3,657	- 2	- 6	0,0143
19			26	30	95	7,116	9,474	+ 9	+ 25	0,1684
20			8	4	22	2,909	0,727	+ 10	- 6	0,7273
21			41	46	166	10,127	12,747	- 2	+ 18	0,1506
22			55	47	237	12,764	9,321	- 17	- 49	0,2700
23			27	26	99	7,364	6,828	+ 9	+ 5	0,0101
24			30	20	101	8,911	3,960	+ 19	- 21	0,9901
25	F. B.	Serp.	32	28	140	7,314	5,600	- 12	- 28	0,1143
26			36	22	102	12,706	4,745	+ 42	- 14	1,9216
27			20	29	95	4,211	8,853	- 15	+ 21	0,8526
28			8	11	34	1,882	3,559	- 2	+ 10	0,2647
29			38	30	123	11,740	7,317	+ 29	- 3	0,5203
30			48	45	181	12,729	11,188	+ 11	- 1	0,0497
31			35	46	158	7,753	13,392	- 18	+ 26	0,7658
32			7	4	27	1,815	0,593	+ 1	- 11	0,3333
33			51	42	175	14,863	10,080	+ 29	- 7	0,4629
34			29	25	119	7,067	5,252	- 3	- 19	0,1345
35			27	29	130	5,608	6,469	- 22	- 14	0,0308
36			26	28	111	6,090	7,063	- 7	+ 1	0,0360
37			24	23	109	5,284	4,853	- 13	- 17	0,0092
38			16	25	85	3,012	7,353	- 21	+ 15	0,9529
39			13	15	74	2,284	3,041	- 22	- 14	0,0541
40			36	27	130	9,969	5,608	+ 14	- 22	0,6231
41			33	44	171	6,368	11,322	- 39	+ 5	0,7076
42			17	19	85	3,400	4,247	- 17	- 9	0,0471
43			28	32	127	6,173	8,063	- 15	+ 1	0,1260
44			19	21	75	4,813	5,880	+ 1	+ 9	0,0533
45			30	29	119	7,563	7,067	+ 1	- 3	0,0084
46			21	36	126	3,500	10,286	- 42	+ 18	1,7857
47			22	31	110	4,400	8,736	- 22	+ 14	0,7364
48			29	35	162	5,191	7,562	- 46	- 22	0,2222
49			30	34	139	6,475	8,317	- 19	- 3	0,1151
50			36	30	130	9,969	6,923	+ 14	- 10	0,2769
51			89	86	329	24,076	22,480	+ 27	+ 15	0,0274
52			16	10	56	4,571	1,786	+ 8	- 16	0,6429
53			22	32	82	5,902	12,488	+ 6	+ 46	1,2195
54	F. B.	Tph. yell.	8	8	31	2,065	2,065	+ 1	+ 1	0,0000
55			4	4	20	0,800	0,800	- 4	- 4	0,0000
56			3	6	17	0,529	2,118	- 5	+ 7	0,5294

Zu Tabelle III. Fortsetzung von S. 166.

	♀	♂	α (grün)	β (runzlig)	s zus.	$\alpha^2:s$	$\beta^2:s$	d (α)	d (β)	$(\alpha-\beta)^2:s$
57	B. P.	Serp.	8	11	46	1,391	2,630	— 14	— 2	0,1957
58			15	10	55	4,091	1,818	+ 5	— 15	0,4545
59			12	8	59	2,441	1,085	— 11	— 27	0,2712
60	Serp.	B. P.	26	25	84	8,048	7,440	+ 20	+ 16	0,0119
61			33	32	137	7,949	7,474	— 5	— 9	0,0073
62			20	25	94	4,255	6,649	— 14	+ 6	0,2660
63			15	16	64	3,516	4,000	— 4	0	0,0156
64	N. de B.	Tph.	21	17	84	5,250	3,440	0	— 16	0,1905
65			21	25	114	3,868	5,482	— 30	— 14	0,1404
66			15	14	57	3,947	3,439	+ 3	— 1	0,0175
67			39	30	121	12,570	7,438	+ 35	— 1	0,6694
68	Tel.	N. de B.	18	12	54	6,000	2,667	+ 18	— 6	0,6667
69			6	8	36	1,000	1,778	— 12	— 4	0,1111
70			2	2	10	0,400	0,400	— 2	— 2	0,0000
71	Sabre	L.'s A.	44	51	176	11,000	14,778	0	+ 28	0,2784
72			11	12	47	2,574	3,064	— 3	+ 1	0,0213
73			8	8	30	2,133	2,133	+ 2	+ 2	0,0000
74			21	26	116	3,802	5,828	— 32	— 12	0,2155
75			6	18	44	0,818	7,364	— 20	+ 28	3,2727
76			33	22	125	8,712	3,872	+ 7	— 37	0,9680
77			17	26	85	3,400	7,953	— 17	+ 19	0,9529
78			30	40	129	6,977	12,403	— 9	+ 31	0,7752
79			39	31	147	10,347	6,537	+ 9	— 23	0,4354
80			12	12	38	3,789	3,789	+ 10	+ 10	0,0000
81			23	26	89	5,944	7,596	+ 3	+ 15	0,1011
82			20	21	86	4,651	5,128	— 6	— 2	0,0116
83	L.'s A.	Sabre	12	2	31	4,645	0,129	+ 17	— 23	3,2258
84			7	9	28	1,750	2,893	0	+ 8	0,1429
85			13	10	44	3,841	2,273	+ 8	— 4	0,2045

Die Abkürzungen der Namen bedeuten:

N. de B.	Très nain de Bre- tagne	gelb rund	Vict.	Victoria	gelb rund
Serp.	Serpette nain blanc	„ runzlig	L.'s A.	Laxton's Alpha	grün runzlig
B. P.	Blue Peter	grün rund	B. Q.	British Queen	gelb „
F. B.	Fillbasket	„ „	Tph.	Telephone	„ „
Sabre	Sabre	gelb „	E. Gt.	Early Giant	„ „
Exp.	Express	grün „	Deb.	Debarbieux	„ platt
			F. P.	Field Pea	„ gezackt.

A. Untersuchung der Dispersion beim Merkmal Gelb-Grün.

Wir stellen zunächst fest, daß die Streichung der „Zweifelhaften“ wegen deren geringer Anzahl das Bild nicht wesentlich entstellt, und beginnen unsere Untersuchungen an möglichst homogenem Material, indem wir nur einzelne Kreuzungen aus dem Gesamtmaterial herausgreifen. Wir erhalten beim Merkmal Gelb-Grün

in Tabelle I bei der Kreuzung

L's A. \times Serp. und reziprok:

$n =$	17	$\Sigma \alpha : \Sigma s =$	0,230
$\Sigma \alpha =$	328	erw. 0,250 \pm	0,011
$\Sigma s =$	1428		
$\Sigma \alpha^2 : s =$	77,322	$Q =$	0,90
$\Sigma s v^2 =$	2,572	erw. 1 \pm	0,17,

F. B. \times N. de B. und reziprok:

$n =$	25	$\Sigma \alpha : \Sigma s =$	0,258
$\Sigma \alpha =$	572	erw. 0,250 \pm	0,009
$\Sigma s =$	2216		
$\Sigma \alpha^2 : s =$	150,576	$Q =$	0,81
$\Sigma s v^2 =$	3,076	erw. 1 \pm	0,14,

Sabre \times Exp. und reziprok:

$n =$	16	$\Sigma \alpha : \Sigma s =$	0,253
$\Sigma \alpha =$	303	erw. 0,250 \pm	0,012
$\Sigma s =$	1200		
$\Sigma \alpha^2 : s =$	79,206	$Q =$	0,95
$\Sigma s v^2 =$	2,706	erw. 1 \pm	0,18,

in Tabelle III bei der Kreuzung

Serp. \times Exp. und reziprok:

$n =$	21	$\Sigma \alpha : \Sigma s =$	0,239
$\Sigma \alpha =$	558	erw. 0,250 \pm	0,009
$\Sigma s =$	2336		
$\Sigma \alpha^2 : s =$	137,073	$Q =$	1,02
$\Sigma s v^2 =$	4,073	erw. 1 \pm	0,15,

F. B. \times Serp.:

$n =$	32	$\Sigma \alpha : \Sigma s =$	0,241
$\Sigma \alpha =$	950	erw. 0,250 \pm	0,007
$\Sigma s =$	3941		
$\Sigma \alpha^2 : s =$	235,767	$Q =$	1,09
$\Sigma s v^2 =$	7,079	erw. 1 \pm	0,12,

Sabre \times L.'s A. und reziprok:

$$\begin{array}{ll}
 n = 15 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,244 \\
 \Sigma \alpha = 296 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,012 \\
 \Sigma s = 1215 & \\
 \Sigma \alpha^2 : s = 74,383 & Q = 0,91 \\
 \Sigma s v^2 = 2,320 & \text{erw. } 1 \pm 0,18.
 \end{array}$$

Wir haben alle speziellen Kreuzungen notiert, die ein genügend großes n besitzen, und stellen als erstes fest, daß weder im Mittelwerts- noch im Dispersionskriterium eine Abweichung von abnormer Größe vorliegt, vielmehr halten sich die Abweichungen in allen Fällen in mäßigen Grenzen. Q liegt nur einmal außerhalb der Grenzen des mittleren Fehlers, die relative Häufigkeit allerdings dreimal und wir wollen diesem Umstand unser Augenmerk zuwenden, wir wollen jetzt untersuchen, ob die bei den verschiedenen Kreuzungen im Mittelwerts-kriterium beobachteten Abweichungen Zufallscharakter besitzen. Zu diesem Zweck stellen wir die folgende Tabelle auf, in der wir verzeichnen, welche Gesamtergebnisse bei den einzelnen Kreuzungen erreicht wurden.

		♀	♂	α (grün)	s (zus.)	$\alpha^2 : s$
Aus Tab. I	1	L.'s A. \times	Serp. und reziprok	328	1428	75,339
	2	Tph	E. Gt. " "	65	232	18,211
	3	Vict.	F. B. " "	185	692	49,458
	4	F. B.	Deb.	254	1005	64,195
	5	F. B.	N. de B. und reziprok	572	2216	147,646
	6	B. P.	Deb.	44	131	14,779
Aus Tab. III	7	Sabre	Exp. und reziprok	303	1200	76,508
	8	Serp.	Exp. " "	558	2336	133,289
	9	F. B.	Serp.	950	3941	229,003
	10	F. B.	Tph.	15	68	3,309
	11	B. P.	Serp. und reziprok	129	539	30,874
	12	N. de B.	Tph. " "	122	476	31,269
	13	Sabre	L.'s A. " "	296	1215	72,112
				3821	15479	945,992

$$\Sigma s v^2 = 2,929$$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,247$$

$$Q = 1,10$$

$$\text{erw. } 0,250 \pm 0,0035$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,20.$$

Da diese Reihe den Dispersionsquotienten $Q = 1,10$ hat, wo $1 \pm 0,20$ erwartet wird, so schließen wir, daß bei allen Kreuzungen,

unabhängig von den verwendeten Sorten, dieselbe Wahrscheinlichkeit $p = 0,250$ wirkt, und wir sind nunmehr berechtigt, die angewandte Vorsichtsmaßregel fallen zu lassen, und auch Reihen zu betrachten, welche Kreuzungen verschiedener Varietäten in den verschiedenen Serien behandeln.

Nimmt man sämtliche Beobachtungen zusammen, die in Tabelle I bei runzligen Sorten gewonnen wurden, also Tabelle I, Versuch 1—13, so ergibt diese Reihe:

$$\begin{array}{ll} n = 23 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,237 \\ \Sigma \alpha = 393 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,011 \\ \Sigma s = 1660 & \\ \Sigma \alpha^2 : s = 96,159 & Q = 0,89 \\ \Sigma s v^2 = 3,409 & \text{erw. } 1 \pm 0,15, \end{array}$$

analog wird bei runden Sorten in Tabelle I, Versuch 24—76 gefunden:

$$\begin{array}{ll} n = 53 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,259 \\ \Sigma \alpha = 1358 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,006 \\ \Sigma s = 5244 & \\ \Sigma \alpha^2 : s = 360,359 & Q = 0,96 \\ \Sigma s v^2 = 9,109 & \text{erw. } 1 \pm 0,10. \end{array}$$

Während Q beidemal innerhalb der Fehlergrenzen bleibt, wird im Mittelwerts-kriterium der mittlere Fehler beidemal, und zwar in entgegengesetzter Richtung überschritten, doch können die Abweichungen, wenn nicht noch umfangreicheres Material es verbietet, noch als zufällig gedeutet werden.

Das Gesamtergebnis der Tabelle I liefert

$$\begin{array}{ll} n = 76 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,254 \\ \Sigma \alpha = 1751 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,005 \\ \Sigma s = 6904 & \\ \Sigma \alpha^2 : s = 456,518 & Q = 0,94 \\ \Sigma s v^2 = 12,518 & \text{erw. } 1 \pm 0,08, \end{array}$$

in hinreichender Übereinstimmung mit der Theorie.

In Tabelle III erhalten wir bei Zusammenstellung der Versuche der Form Gelb-runzlig \times Grün-rund, also in Tabelle III, Versuch 1—63

$$\begin{array}{ll} n = 63 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,240 \\ \Sigma \alpha = 1652 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,005 \\ \Sigma s = 6884 & \\ \Sigma \alpha^2 : s = 407,925 & Q = 1,02 \\ \Sigma s v^2 = 12,175 & \text{erw. } 1 \pm 0,09 \end{array}$$

und bei den Versuchen der Form Gelb-rund \times Grün-runzlig, also in Versuch 64—85

$$\begin{array}{ll} n = 22 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,247 \\ \Sigma \alpha = 418 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,011 \\ \Sigma s = 1691 & \\ \Sigma \alpha^2 : s = 107,418 & Q = 1,00 \\ \Sigma s v^2 = 4,105 & \text{erw. } 1 \pm 0,15 \end{array}$$

und die gesamte Tabelle III, hinsichtlich des Merkmals Gelb-grün geprüft, liefert

$$\begin{array}{ll} n = 85 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,241 \\ \Sigma \alpha = 2070 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,005 \\ \Sigma s = 8575 & \\ \Sigma \alpha^2 : s = 515,343 & Q = 1,01 \\ \Sigma s v^2 = 16,280 & \text{erw. } 1 \pm 0,08, \end{array}$$

wo die große Abweichung im Mittelwertskriterium wohl zum Teil der Streichung der in Tabelle III häufiger auftretenden „Zweifelhaften“ zuzuschreiben ist, während die Übereinstimmung in Q nichts zu wünschen übrig läßt.

B. Untersuchung der Dispersion beim Merkmal Rund-runzlig.

Wie in A. greifen wir auch hier einige oft wiederholte Kreuzungen heraus,

aus Tabelle II:

L.'s A. \times Exp. und reziprok:

$$\begin{array}{ll} n = 22 & \Sigma \beta : \Sigma s = 0,257 \\ \Sigma \beta = 484 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,010 \\ \Sigma s = 1885 & \\ \Sigma \beta^2 : s = 127,576 & Q = 0,91 \\ \Sigma s v^2 = 3,388 & \text{erw. } 1 \pm 0,15, \end{array}$$

aus Tabelle III:

Serp. \times Exp. und reziprok:

$$\begin{array}{ll} n = 21 & \Sigma \beta : \Sigma s = 0,248 \\ \Sigma \beta = 570 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,009 \\ \Sigma s = 2302 & \\ \Sigma \beta^2 : s = 146,407 & Q = 1,16 \\ \Sigma s v^2 = 5,282 & \text{erw. } 1 \pm 0,15, \end{array}$$

F. B. \times Serp.:

$$\begin{aligned}
 n &= 32 & \Sigma \beta : \Sigma s &= 0,244 \\
 \Sigma \beta &= 961 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,007 \\
 \Sigma s &= 3941 \\
 \Sigma \beta^2 : s &= 240,232 & Q &= 1,00 \\
 \Sigma s v^2 &= 6,044 & \text{erw. } 1 \pm 0,12,
 \end{aligned}$$

Sabre \times L.'s A. und reziprok:

$$\begin{aligned}
 n &= 15 & \Sigma \beta : \Sigma s &= 0,258 \\
 \Sigma \beta &= 314 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,012 \\
 \Sigma s &= 1215 \\
 \Sigma \beta^2 : s &= 85,740 & Q &= 1,29 \\
 \Sigma s v^2 &= 4,677 & \text{erw. } 1 \pm 0,18.
 \end{aligned}$$

Die Übereinstimmung mit der Theorie ist sehr gut. Das in einer 15gliedrigen Tabelle gefundene $Q = 1,29$ darf sehr wohl als zufällig betrachtet werden.

Weiterhin prüfen wir, wie wir beim Farbenmerkmal getan haben, ob den verschiedenen Kreuzungen wohl stets genau dieselbe Wahrscheinlichkeit $p = 0,250$ zu grunde liegt. Wir stellen hierzu folgende Tabelle auf:

		♀	♂	β (runzlig)	s (zus.)	$\beta^2 : s$
Aus Tah. II	1	L.'s A. \times	Exp. und reziprok	484	1885	124,274
	2	L.'s A.	B. P.	122	586	25,899
	3	L.'s A.	F. B. und reziprok	226	824	61,985
	4	Deb.	Serp.	42	160	11,025
	5	B. Q.	N. de B.	172	734	40,305
	6	Serp.	Sabre	22	108	4,481
	7	Serp.	N. de B.	53	220	12,768
	8	F. B.	Tph.	205	786	53,467
Aus Tab. III	9	Exp.	Tph.	29	123	6,837
	10	Serp.	Exp. und reziprok	570	2302	141,138
	11	F. B.	Serp.	961	3941	234,337
	12	F. B.	Tph.	18	68	4,765
	13	B. P.	Serp. und reziprok	127	539	29,924
	14	N. de B.	Tph. " "	108	476	24,504
	15	Sabre	L.'s A. " "	314	1215	81,149
				3453	13967	856,358

$$\Sigma s v^2 = 2,795$$

$$\begin{aligned}
 \Sigma a : \Sigma s &= 0,247 \\
 \text{erw. } 0,250 \pm 0,004
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 Q &= 1,00 \\
 \text{erw. } 1 \pm 0,18.
 \end{aligned}$$

Das in $Q = 1,00$ bestehende Resultat berechtigt wiederum zu der Annahme, daß bei sämtlichen Versuchen ein und dieselbe Wahrscheinlichkeit $p = 0,250$ bestand. Das berechtigt zur Zusammenfassung des Materials verschiedener Kreuzungsversuche:

Tabelle II liefert insgesamt

$$\begin{array}{ll} n = 58 & \Sigma \beta : \Sigma s = 0,250 \\ \Sigma \beta = 1355 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,006 \\ \Sigma s = 5426 & \\ \Sigma \beta^2 : s = 347,774 & Q = 0,93 \\ \Sigma s v^2 = 9,399 & \text{erw. } 1 \pm 0,09, \end{array}$$

während in Tabelle III, die wir jetzt nur hinsichtlich des Merkmals Rund-runzlig betrachten, die Zusammenfassung der Kreuzungen der Form „Gelb runzlig \times Grün rund“ ergibt:

$$\begin{array}{ll} n = 63 & \Sigma \beta : \Sigma s = 0,245 \\ \Sigma \beta = 1676 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,005 \\ \Sigma s = 6850 & \\ \Sigma \beta^2 : s = 422,718 & Q = 1,04 \\ \Sigma s v^2 = 12,843 & \text{erw. } 1 \pm 0,09, \end{array}$$

die Kreuzungen der Form „Gelb rund \times Grün runzlig“ liefern

$$\begin{array}{ll} n = 22 & \Sigma \beta : \Sigma s = 0,250 \\ \Sigma \beta = 422 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,011 \\ \Sigma s = 1691 & \\ \Sigma \beta^2 : s = 110,384 & Q = 1,11 \\ \Sigma s v^2 = 5,071 & \text{erw. } 1 \pm 0,15, \end{array}$$

während schließlich die gesamte Tabelle III liefert:

$$\begin{array}{ll} n = 85 & \Sigma \beta : \Sigma s = 0,246 \\ \Sigma \beta = 2098 & \text{erw. } 0,250 \pm 0,005 \\ \Sigma s = 8541 & \\ \Sigma \beta^2 : s = 533,102 & Q = 1,06 \\ \Sigma s v^2 = 17,914 & \text{erw. } 1 \pm 0,08, \end{array}$$

also Ergebnisse, die jedes Plaidoyer überflüssig machen.

C. Weitere Kriterien.

Was weiter die Vorzeichen der Fehler betrifft, so läßt sich die folgende Tabelle aufstellen:

	Tab. I	Tab. II	Tab. III (bezügl. Gelb-grün)	Tab. III (bezügl. Rund-runzlig)
Anzahl der Fälle mit zu viel Rezessiven .	40	26	35	36
Anzahl der Fälle, wo genau $\frac{\alpha}{s} = p$ war .	2	3	3	1
Anzahl der Fälle mit zu wenig Rezessiven	34	29	47	48
n	76	58	85	85

Auch hier finden sich keine Abnormitäten.

Endlich war es wünschenswert, auch andere als die zweiten Fehlerpotenzen zu prüfen. Es fand sich nach den in Kap. I § 3 aufgestellten Formeln

$$\text{Tabelle I} \quad \Sigma \sqrt{s} = 674,98 \quad \theta = 0,95$$

$$\Sigma |d| = 884 \quad \text{erw. } 1 \pm 0,09,$$

$$\text{Tabelle II} \quad \Sigma \sqrt{s} = 525,67 \quad \theta = 1,01$$

$$\Sigma |d| = 734 \quad \text{erw. } 1 \pm 0,11,$$

Tabelle III, hinsichtlich Gelb-grün

$$\Sigma \sqrt{s} = 818,64^1) \quad \theta = 1,05$$

$$\Sigma |d| = 1183 \quad \text{erw. } 1 \pm 0,09$$

$$\Sigma s^{3/4} = 2625^1) \quad R = 1,03$$

$$\Sigma \sqrt{s} |d| = 2885,7 \quad \text{erw. } 1 \pm 0,09,$$

Tabelle III, hinsichtlich Rund-runzlig

$$\Sigma \sqrt{s} = 817,38^1) \quad \theta = 1,08$$

$$\Sigma |d| = 1223 \quad \text{erw. } 1 \pm 0,09$$

$$\Sigma s^{3/4} = 2618^1) \quad R = 1,09$$

$$\Sigma \sqrt{s} |d| = 2958,8 \quad \text{erw. } 1 \pm 0,09.$$

Die Übereinstimmung ist gut.

D. Das Unabhängigkeitskriterium.

Aus Tabelle III erhält man in Anwendung des in Kapitel I § 5 aufgestellten Kriteriums in der Kreuzung:

Exp. \times Serp. und reziprok:

$$\Sigma (\alpha - \beta)^2 : s = 10,4651$$

$$n = 21$$

$$Q = 1,15$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,15,$$

¹⁾ Unter Berücksichtigung der Batesonschen Fußnote zu Tabelle III, Versuch 3, wonach in diesem Versuch 34 von 201 Individuen hinsichtlich des Merkmals der Gestalt zweifelhaft waren.

F. B. \times Serp:

$$\begin{aligned}\Sigma(\alpha - \beta)^2 : s &= 14,3645 & Q &= 1,09 \\ n &= 32 & \text{erw. } 1 \pm 0,12,\end{aligned}$$

Sabre \times L.'s A. und reziprok:

$$\begin{aligned}\Sigma(\alpha - \beta)^2 : s &= 10,6053 & Q &= 1,37 \\ n &= 15 & \text{erw. } 1 \pm 0,18\end{aligned}$$

und in der gesamten Tabelle:

$$\begin{aligned}\Sigma(\alpha - \beta)^2 : s &= 38,9821 & Q &= 1,11 \\ n &= 85 & \text{erw. } 1 \pm 0,08.\end{aligned}$$

Die schlechte Übereinstimmung, die wir hier, vor allem im Gesamtergebnis finden, hat ihren Grund in der Streichung der „Zweifelhaften“, die sich natürlich gerade hier stark bemerkbar machen muß. Berücksichtigen wir nur diejenigen Versuche, in denen keine „Zweifelhaften“ auftraten, so erhalten wir aus den Versuchen 1, 2, 14, 20, 28, 37, 46, 56, 57, 58, 59, 61, 62, 63, 70, 71, 72, 73, 76, 78, 79, 80, 81, 83, 84, 85

$$\begin{aligned}\Sigma(\alpha - \beta)^2 : s &= 11,2048 & Q &= 1,07 \\ n &= 26 & \text{erw. } 1 \pm 0,14\end{aligned}$$

in genügender Übereinstimmung.

§ 2. Versuche von Darbshire.

A. D. Darbshire veröffentlichte 1909¹⁾ seine Untersuchungen über den Einfluß spezieller Aszendenz auf die Zahlenverhältnisse mit dem Ergebnis, daß stets dieselben Zahlenverhältnisse bei Erbsen auftraten, gleichgültig, ob die P-Individuen „alte Rassen“ verschiedenster geographischer Herkunft waren oder ob die vorangehenden fünf Generationen gelbe Heterozygoten waren. Die bei den Versuchen auftretenden „Zweifelhaften“ sind wegen ihrer geringen Anzahl bei weitem nicht imstande, das Ergebnis zu beeinflussen, und wurden ignoriert. Das beobachtete Merkmal war die Samenfarbe (Gelb-grün).

Man erhält bei Spaltung nach heterozygotischer Aszendenz:

Tabelle III ²⁾	$n = 201$	
$\Sigma \alpha = 12788$		$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2490$
$\Sigma s = 51353$		erw. $0,2500 \pm 0,0019$
$\Sigma \alpha^2 : s = 3220,297$		$Q = 0,98$
$\Sigma s v^2 = 35,859$		erw. $1 \pm 0,05,$

¹⁾ Proceedings of the Royal Society, Bd. 81, 1909, London, S. 61 ff.

²⁾ Nach Darbshires Einteilung.

Tabelle IV	n = 64	
	$\Sigma \alpha = 5719$	$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2501$
	$\Sigma s = 22869$	erw. $0,2500 \pm 0,0029$
	$\Sigma \alpha^2 : s = 1441,434$	$Q = 0,97$
	$\Sigma s v^2 = 11,246$	erw. $1 \pm 0,09,$

Tabelle V	n = 100	
	$\Sigma \alpha = 6406$	$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2448$
	$\Sigma s = 26165$	erw. $0,2500 \pm 0,0027$
	$\Sigma \alpha^2 : s = 1583,996$	$Q = 0,93$
	$\Sigma s v^2 = 16,308$	erw. $1 \pm 0,07,$

Tabelle VI	n = 121	
	$\Sigma \alpha = 9829$	$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2505$
	$\Sigma s = 39239$	erw. $0,2500 \pm 0,0022$
	$\Sigma \alpha^2 : s = 2482,324$	$Q = 0,95$
	$\Sigma s v^2 = 20,261$	erw. $1 \pm 0,06.$

Die Übereinstimmung dieser Resultate mit der Theorie genügt vollauf. Im Mittelwertskriterium findet sich dreimal Einhaltung der Grenzen des mittleren Fehlers. Einmal, in Tabelle V, Überschreitung dieser Grenzen, aber auch in diesem letzten Fall bleibt die Abweichung geringer als der doppelte mittlere Fehler. Die Abweichung des errechneten Q vom apriorischen Wert 1 erreicht im Maximum, in Tabelle V, die Größe des mittleren Fehlers, auch der Umstand, daß in allen vier Fällen $Q < 1$ ist, kann ohne Zwang dem Zufall zugeschrieben werden.

Bei Spaltung nach Kreuzung homozygotisch reiner Rassen erhält Darbshire

Tabelle VII	n = 13	
	$\Sigma \alpha = 359$	$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2385$
	$\Sigma s = 1505$	erw. $0,2500 \pm 0,0112$
	$\Sigma \alpha^2 : s = 86,835$	$Q = 0,76$
	$\Sigma s v^2 = 1,3975$	erw. $1 \pm 0,20,$

Tabelle VIII	n = 87	
	$\Sigma \alpha = 1035$	$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2651$
	$\Sigma s = 3904$	erw. $0,2500 \pm 0,0069$
	$\Sigma \alpha^2 : s = 286,920$	$Q = 0,91$
	$\Sigma s v^2 = 13,420$	erw. $1 \pm 0,08.$

Wegen des geringen Umfangs der Tabelle VII, wo $n = 13$ ist, darf $Q = 0,76$ noch als zufällig gelten, auch die minimale Überschreitung der Grenzen im Mittelwertskriterium hat nichts zu sagen. In der um-

fangreichen Tabelle VIII findet sich im Mittelwertskriterium eine Überschreitung der Grenzen des doppelten mittleren Fehlers, wir werden im nächsten Paragraphen die Abweichungen in den Mittelwertskriterien noch einer Prüfung unterziehen. Daß Q hier die Grenzen leicht überschreitet, bestätigt die Theorie, da unter den fünf großen Tabellen III, IV, V, VI, VIII, mit großer Wahrscheinlichkeit auch Überschreitungen der Fehlergrenzen von Q zu erwarten waren; dieses war die einzige, die sich ergab.

Es sei hier beiläufig bemerkt, daß das viel weniger umfangreiche Material, das Darbishire bei Untersuchungen anderer Art¹⁾ über Kreuzungen bei *Pisum* gewonnen hat, im Einklang mit diesen Ergebnissen steht. Wir finden

Tabelle II²⁾, Merkmal Gelb-grün

$$\begin{array}{ll} n = 16 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2811 \\ \Sigma \alpha = 190 & \text{erw. } 0,2500 \pm 0,0167 \\ \Sigma s = 676 & Q = 0,97 \\ & \text{erw. } 1 \pm 0,18, \end{array}$$

Tabelle III, Merkmal Gelb-grün

$$\begin{array}{ll} n = 20 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2142 \\ \Sigma \alpha = 151 & \text{erw. } 0,2500 \pm 0,0163 \\ \Sigma s = 705 & Q = 0,89 \\ & \text{erw. } 1 \pm 0,16, \end{array}$$

Tabelle III, Merkmal Rund-runzlig

$$\begin{array}{ll} n = 20 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2365 \\ \Sigma \alpha = 158 & \text{erw. } 0,2500 \pm 0,0168 \\ \Sigma s = 668 & Q = 1,14 \\ & \text{erw. } \pm 0,16, \end{array}$$

Tabelle IV, Merkmal Gelb-grün

$$\begin{array}{ll} n = 12 & \Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2299 \\ \Sigma \alpha = 77 & \text{erw. } 0,2500 \pm 0,0237 \\ \Sigma s = 335 & Q = 1,14 \\ & \text{erw. } 1 \pm 0,20. \end{array}$$

§ 3. Der Rest des Materials.

Weiteres Material über Kreuzungsversuche bei *Pisum* findet sich bei Mendel, Correns, Tschermak, Hurst, Lock. Leider gibt Mendel die Details nicht an. Im übrigen zeigt das bei den genannten

¹⁾ Proceedings of the Royal Society, Bd. 80, 1908, S. 122 ff.

²⁾ Nach Darbishires Numerierung.

Experimentatoren vorhandene Material Übereinstimmung mit dem gefundenen Resultate normaler Dispersion; da es sich indessen hier um Tabellen viel geringeren Umfangs als in § 1 und 2 handelt, die vorhanden sind, oder dem Text entsprechend zusammengestellt wurden, so sei auf ihre Vorführung verzichtet.

Mitgeteilt werde noch folgende von Hurst¹⁾ stammende Versuchsreihe, die die Nachkommenschaft eines Bastards der Form Gelb runzlig \times Grün rund klassifiziert und aus der wir die folgende Reihe gewinnen:

	α (grün)	β (runzlig)	s (zus.)	$\alpha^2 : s$	$\beta^2 : s$
1	10	6	33	3,030	1,091
2	9	4	36	2,250	0,444
3	9	11	35	2,314	3,457
4	129	125	503	33,083	31,064
5	9	5	20	4,050	1,250
6	37	36	171	8,006	7,579
7	17	12	74	3,905	1,946
8	50	52	255	9,804	10,604
9	110	107	394	30,711	29,058
10	31	30	115	8,357	7,826
11	26	25	97	6,969	6,443
12	8	7	22	2,909	2,227
	445	420	1755	115,388	102,989

Man findet beim Merkmal Gelb-grün $\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,254$

erw. $0,250 \pm 0,010$

$Q = 1,07$

erw. $1 \pm 0,20$,

beim Merkmal Rund-runzlig

$\Sigma \beta : \Sigma s = 0,239$

erw. $0,250 \pm 0,010$

$Q = 1,09$

erw. $1 \pm 0,20$.

Beidemale liegt Q innerhalb der Grenzen des halben mittleren Fehlers. Die leichte Überschreitung der Grenzen im Mittelwertskriterium beim Merkmal Rund-runzlig wird von der Theorie erlaubt.

Zum Abschluß der Untersuchungen über das Material bei *Pisum* bringen wir eine Zusammenstellung der von den verschiedenen Forschern erhaltenen Gesamtresultate der in F_2 erhaltenen gelben und grünen

¹⁾ Journal of the Horticultural Society, 28, S. 483.

Samen, wie sie aus Vereinigung der in Johannsens Elementen der exakten Erblchkeitslehre S. 516 und 517 befindlichen Tabellen hervorgeht.

	α (grün)	s (zus.)	$\alpha^2 : s$
Mendel 1865	2001	8023	499,065
Correns 1900	453	1847	111,104
Tschermak 1900	1190	4770	296,876
Hurst 1904	445	1755	112,835
Bateson u. a. 1905	3903	15806	963,774
Lock 1905	514	1952	135,346
Darbishire Tabelle III	12788	51353	3184,487
„ „ IV	5719	22869	1430,188
„ „ V	6406	26165	1568,387
„ „ VI	9829	39239	2462,072
„ „ S. 65	50	211	11,848
„ „ VII	359	1505	85,635
„ „ VIII	1035	3904	274,392
	44692	179399	11136,009

$$\Sigma s v^2 = 2,446.$$

Wir erhalten bei $n = 13$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,2491$$

$$\text{erw. } 0,2500 \pm 0,0010$$

$$Q = 1,00$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,20$$

$$\Theta = 0,87$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,25.$$

Die Übereinstimmung im Mittelwertskriterium und in Θ ist gut, und wenn sich bereits Q^2 um weniger als 0,004 vom apriorischen Wert 1 unterscheidet, so beruht das zwar auf Zufall, zeigt aber doch, daß lediglich gar kein Grund zur Annahme anormaler Dispersion vorliegt.

Kapitel III. Versuche bei Mais.

§ 1. Versuche von Correns und de Vries.

In seiner Abhandlung über „Bastarde zwischen Maisrassen“¹⁾ hat Correns umfangreiches Material niedergelegt, dem wir für unsere Zwecke die folgenden Daten entnehmen.

¹⁾ Bibliotheca Botanica, X, Heft 53.

Stellen wir zunächst diejenigen Angaben zusammen, wo nach Mendel 75% runde und 25% runzlige Samen zu erwarten waren, gleichgültig, ob auch noch andere Merkmale (Farbe der Körner) mendelten, oder ob sich die gekreuzten Individuen nur hinsichtlich der Gestalt der Samen unterschieden, so erhalten wir die folgende Tabelle, die jeweils die Anzahl der Runzligen und die der überhaupt erhaltenen Individuen für jeden Kolben angibt:

		α (runzlig)	s (zus.)	$\alpha^2 : s$
1	Versuch 112 ¹⁾	47	261	8,464
2		53	207	13,570
3		45	187	10,829
4		51	224	11,612
5	Versuch 118	42	175	10,080
6		1	2	0,500
7		47	144	15,340
8		53	203	13,837
9		10	39	2,564
10		5	21	1,190
11		31	137	7,015
12		3	19	0,474
13		24	97	5,938
14		28	107	7,327
15	Versuch 119	28	114	6,877
16		41	154	10,916
17		57	225	14,440
18		15	52	4,327
19	Versuch 120	10	49	2,041
20		6	54	0,667
21		38	114	12,667
22		29	119	7,067
23	Versuch 121	54	225	12,960
24		33	164	6,640
25		51	216	12,042
26		46	161	13,143
27		41	175	9,606
28		32	140	7,314
29		4	18	0,889
30		15	75	3,000
31		22	103	4,699
32		29	127	6,622
33		27	94	7,755
		1018	4202	252,412

¹⁾ Nach Correns' Bezeichnungen.

$$\Sigma s v^2 = 6,037$$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,242$$

$$Q = 0,99$$

$$\text{erw. } 0,250 \pm 0,007$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,12.$$

Da die Einteilung der Ernte in runde und runzlige Individuen keine Schwierigkeiten machte, so ist eine Abweichung im Mittelwertskriterium als fehlerfrei beobachtet und die übrigens geringe Überschreitung der Fehlergrenzen als zufällig anzusehen. Q liegt sehr nahe beim apriorischen Wert 1.

Bei Rückkreuzungen mit der rezessiven Form werden 50% Runzlige erwartet. Beobachtet wurde¹⁾

		α (runzlig)	s (zus.)	$\alpha^2 : s$
1	Versuch 107	9	12	6,75
2		3	5	1,80
3		2	3	1,333
4		0	1	0,0
5		1	1	1,0
6		18	38	8,526
7		6	10	3,60
8	Versuch 111	55	108	28,009
9		50	102	24,510
10		66	146	29,836
11		21	29	15,207
12	Versuch 113	26	56	12,071
13	Versuch 114	85	160	45,156
		342	671	177,798

$$\Sigma s v^2 = 3,548$$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,510$$

$$Q = 1,04$$

$$\text{erw. } 0,500 \pm 0,019$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,20.$$

Neben dem Dispersionskriterium liegt hier auch die relative Häufigkeit innerhalb der Fehlergrenzen.

Schließlich stellen wir diejenigen Fälle zusammen, in denen nach der Theorie 50% weiße und 50% blaue Körner zu erwarten waren.

¹⁾ Versuch 109 war wegzulassen, da nur ein Teil der Körner gezählt wurde.

		α (weiß)	s (zus.)	$\alpha^2 : s$
1	Versuch 120	27	49	14,878
2		23	54	9,796
3		47	114	19,377
4		58	119	28,269
5	Versuch 121	95	225	40,111
6		82	164	41,000
7		99	216	45,375
8		83	161	42,789
9		94	175	50,491
10		71	140	36,007
11		8	18	3,556
12	Versuch 123	42	83	21,253
13		70	130	37,692
14		43	100	18,49
15		4	10	1,6
16		1	1	1,0
17		25	55	11,364
18		36	72	18,0
19		22	43	11,256
		930	1929	452,304

$$\Sigma s v^2 = 4,554$$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,482$$

$$Q = 0,98$$

$$\text{erw. } 0,500 \pm 0,011$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,16.$$

Ohne Zweifel liegt hier ein Fall von Klassifizierungsfehlern vor. Hierauf haben wir die große Abweichung im Mittelwerts-kriterium zurückzuführen.

Hier sei auch der interessante von Correns¹⁾ gefundene Fall erwähnt, daß bei der Kreuzung von blauem Zuckermais und weißem Stärkemais unter 8924 F₂-Endospermen 1393 runzlige, stärkefreie Individuen gefunden wurden, also 15,61% statt 25% Rezessive. Correns löste diesen Fall experimentell: offenbar wirkten die Pollenkörner mit dem Faktor für Stärkebildung hier schneller. Wir finden bei $n = 28$:

$$Q^2 = \frac{1}{(n-1)pq} \Sigma s_i \left(\frac{\alpha_i}{s_i} - 0,1561 \right)^2 = 2,04$$

$$Q = 1,43$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,13$$

¹⁾ Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, XX, S. 159.

und haben hier ein Musterbeispiel einer unechten Mendelschen Reihe, die auf biogenetischen Eigentümlichkeiten beruht und übernormale Dispersion zeigt.

Den von Correns stammenden Reihen fügen wir noch die folgende, de Vries entnommene Reihe¹⁾ bei, welche die F₂-Generation der Kreuzung aus zuckerhaltigem und stärkehaltigem Mais klassifiziert.

	α (zuckerhaltig)	s (zus.)
1	80	333
2	36	182
3	92	380
4	91	396
5	80	322
6	85	336
7	100	389
8	76	277
9	137	520
10	119	445
11	92	381
12	49	191
13	80	263
14	34	132
15	47	211
16	88	364
17	87	418
18	93	369
19	71	260
20	48	215
	1585	6384

$$\begin{aligned}\Sigma \alpha : \Sigma s &= 0,2483 \\ \text{erw. } 0,2500 &\pm 0,0054 \\ Q &= 0,92 \\ 1 &\pm 0,16\end{aligned}$$

in guter Übereinstimmung mit der Theorie.

§ 2. Versuche von Lock.

In Locks „Studies in Plant-Breeding in the Tropics“²⁾ finden wir umfangreiches Material über Kreuzungsversuche bei Zea Mays. Wir führen hier alle größeren Reihen vor, die der Klasse der echten Mendelschen angehören, während wir die kleinen Tabellen ($n \leq 9$) übergehen.

¹⁾ Revue de Botanique, XII, 1900, S. 290.

²⁾ Annals of the Roy. Bot. Gard. Peradeniya, Vol. III, 1906, S. 95 ff.

(1) Merkmal: Körner stärkehaltig-zuckerhaltig.

Tabelle I.

Zwei Varietäten, White Dent und Black Mexican, erstere stärkehaltig, letztere zuckerhaltig, werden gekreuzt und die Nachkommenschaft des Bastards wird untersucht. Nach der Theorie waren von den F_2 -Samen 25% Rezessive (zuckerhaltige) zu erwarten.

α (zuckerhaltig)	s (zus.)
92	382
100	409
135	514
131	464
98	370
95	432
97	397
125	447
78	331
87	375
117	425
97	389
91	368
72	315
98	388
97	383
60	292
93	392
1763	7073

$$\begin{aligned}
 n &= 18 \\
 \Sigma \alpha : \Sigma s &= 0,249 \\
 \text{erw. } 0,250 & \pm 0,005 \\
 Q &= 0,90 \\
 \text{erw. } 1 & \pm 0,17
 \end{aligned}$$

Die Zahl der Rezessiven war 7 mal zu groß, 11 mal zu klein.

Tabelle II.

Genau derselbe Kreuzungsversuch wird wiederholt mit den Varietäten Yellow flint (stärkehaltig) \times Black Mexican (zuckerhaltig). Es ist

$$\begin{aligned}
 n &= 22 & \Sigma \alpha : \Sigma s &= 0,2348 \\
 \Sigma \alpha \text{ (zuckerhaltig)} &= 2031 & \text{erw. } 0,2500 & \pm 0,0047 \\
 \Sigma s &= 8649 & Q &= 1,11 \\
 & & \text{erw. } 1 & \pm 0,15.
 \end{aligned}$$

Das ist eigentlich bereits eine unechte Mendelsche Reihe. Da Lock versichert, daß die Klassifizierung keine Schwierigkeiten gemacht habe, muß der Grund der großen, den dreifachen mittleren Fehler übersteigenden Abweichung im Mittelwerts-kriterium in anderen Unregelmäßigkeiten gesucht werden.

Tabelle III.

Bei einer Rückkreuzung mit der rezessiven Form, beim Bastard (Yellow pop corn (stärkehaltig) \times Giant white sugar corn) \times Giant w. s. c. sind 50% Zuckerhaltige zu erwarten. Lock findet bei $n = 10$

$$\Sigma \alpha = 1946$$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,491$$

$$\Sigma s = 3964$$

$$\text{erw. } 0,500 \pm 0,008$$

$$Q = 1,18$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,22$$

in genügender Übereinstimmung.

Tabelle VI¹⁾.

Bei der Kreuzung (White flint (stärkehaltig) \times Giant white sugar corn) \times G. w. s. sind 50% Zuckerhaltige zu erwarten.

	α (zuckerhaltig)	s (zus.)
1	261	507
2	259	477
3	320	642
4	311	628
5	242	449
6	235	504
7	181	339
8	234	465
9	220	416
10	300	603
11	299	602
12	257	524
13	214	478
14	313	632
	3646	7266

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,502$$

$$\text{erw. } 0,500 \pm 0,006$$

$$Q = 1,12$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,19$$

In acht Serien traten zu wenig Rezessive auf, in sechs Serien zu viele.

(2) Merkmal: Körner gelb-weiß.

Tabelle XI.

Bei der Rückkreuzung eines Bastards aus gelbem und weißem Mais mit der rezessiven (weißen) Form waren 50% weiße Körner zu erwarten.

(Yellow pop corn (gelb) \times Giant white sugar corn) \times G. w. s.

$$n = 10$$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,507$$

$$Q = 0,74$$

$$\text{erw. } 0,500 \pm 0,008$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,22.$$

¹⁾ Tabelle IV ist eine unechte Mendelsche Reihe; $Q = 1,26$ erw. $1 \pm 0,12$. Lock nimmt Fremdbestäubung an. Tabelle V hat auszuschneiden, da eine genaue Klassifizierung unmöglich war.

Das Resultat kann bei der geringen Anzahl von Serien als mit der Theorie verträglich gelten.

Tabelle XII.

Die Rückkreuzung eines Bastards aus weiß- und gelbkörniger Varietät mit der rezessiven weißen Form wird hier für einen besonderen Fall wiederholt. Man findet:

	α (weiß)	s (zus.)
1	248	498
2	254	522
3	203	413
4	240	515
5	241	466
6	201	396
7	183	372
8	167	312
9	208	420
10	148	321
11	162	335
12	254	490
13	151	302
14	221	429
15	113	232
16	203	360
17	216	424
18	105	234
19	132	260
20	75	138
	3725	7439

$$\begin{aligned}\Sigma \alpha : \Sigma s &= 0,501 \\ \text{erw. } 0,500 \pm 0,006 \\ Q &= 0,96 \\ \text{erw. } 1 \pm 0,16.\end{aligned}$$

Die Übereinstimmung ist sehr gut. Insgesamt sind 3725 Weiße vorhanden (erw. 3719,5), im Dispersionskriterium ist die Abweichung von 1 gleich dem vierten Teil des apriorischen mittleren Fehlers und endlich treten genau in 10 Fällen positive, in 10 Fällen negative Abweichungen v_i auf.

Die Reihen XIII—XXVI sind unechte Mendelsche Reihen.

Im zweiten Teil der Abhandlung über Bastarde bei Mais: „An Analysis of the method of inheritance of certain colour character in the case of a mongrel strain“ findet sich eine stattliche Anzahl unechter Mendelscher Reihen, die wir hier nicht besprechen, dagegen erregt die Tabelle 33 unsere Aufmerksamkeit, da hier zum ersten, übrigens einzigen Male trotz guter Übereinstimmung im Mittelwertsriterium ein

Q auftritt, das entschieden zu groß ist, und wir müssen diesem Fall um so mehr näher treten, als es sich um eine Reihe von 95 Gliedern handelt.

Aus einer Maiskultur, die in buntem Durcheinander gelbe, blaue und weiße Körner oft auf demselben Kolben zeigte, wurde ein Kolben mit 415 gelben, 224 weißen, 118 blauen Körnern als P-Generation entnommen. Die Nachkommenschaft der weißen war, da im wesentlichen Selbstbestäubung stattfand, zu 90% weiß, während der Rest aus gelben und blauen Körnern bestand (F_1); einige der gelben Körner wurden gesät und später bestäubt durch Pflanzen, die von den weißen Körnern desselben Kolbens stammten, und in einem Fall wurde auf diese Weise ein Kolben mit 280 weißen und 244 gelben Körnern hervorgebracht (F_2); 126 gelbe Körner dieses Kolbens wurden endlich gesät und später durch eine rein weiße Varietät bestäubt. So entstand die Generation F_3 , in der 50% weiße und 50% gelbe Körner erwartet wurden. Es wurden 96 Kolben erhalten, von denen einer auch blaue Körner hervorbrachte, also offenbar durch eine in der Nähe aufgezogene blaue Varietät beeinflusst war. Die 95 übrigen Kolben zeigten wie erwartet gelbe und weiße Körner.

	α (weiß)	s (zus.)
1	317	677
2	311	611
3	348	730
4	284	534
5	380	768
6	278	579
7	328	690
8	355	648
9	256	559
10	315	655
11	245	490
12	329	621
13	296	579
14	311	634
15	237	490
16	279	560
17	362	700
18	280	493
19	239	480
20	352	647

	α (weiß)	s (zus.)
21	308	617
22	245	508
23	256	520
24	277	547
25	385	765
26	299	603
27	329	708
28	328	700
29	361	739
30	205	438
31	369	703
32	210	406
33	236	511
34	339	626
35	323	619
36	422	779
37	220	441
38	331	641
39	262	527
40	152	329

	α (weiß)	s (zus.)		α (weiß)	s (zus.)
41	224	449	69	277	557
42	302	643	70	328	661
43	295	565	71	384	746
44	230	441	72	321	735
45	279	548	73	248	510
46	215	434	74	326	577
47	338	652	75	291	559
48	227	448	76	296	598
49	255	509	77	346	629
50	217	467	78	317	651
51	256	507	79	330	698
52	280	566	80	299	618
53	207	406	81	171	329
54	294	556	82	158	333
55	210	407	83	187	341
56	189	391	84	232	455
57	278	582	85	296	575
58	200	437	86	286	583
59	156	309	87	328	697
60	183	357	88	275	551
61	322	660	89	333	642
62	318	638	90	338	665
63	417	862	91	274	554
64	305	603	92	273	563
65	266	545	93	224	431
66	293	601	94	156	307
67	276	527	95	126	271
68	340	725			

Es ist $n = 95$

$$\Sigma \alpha = 26751$$

$$\Sigma s = 53543$$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,4996$$

$$\text{erw. } 0,5000 \pm 0,0022$$

$$Q = 1,18$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,07.$$

Während also hier im Mittelwertskriterium reichlich genügende Übereinstimmung gefunden wird, beträgt die Abweichung in Q den $2^{1/2}$ -fachen Betrag des apriorischen mittleren Fehlers. Nun findet aber schon Lock auf graphischem Wege, daß die Verteilung der Fehler der Theorie entspricht, und man errechnet, daß die Fehler folgendermaßen verteilt sind, wenn mit m_i der mittlere Fehler bezeichnet wird:

			beobachtet	erwartet
$0 \leq \left \frac{\alpha_i}{s_i} - p \right $	$< \frac{1}{4} m_i$		18	18,8 Fälle
$\frac{1}{4} m_i \leq$	$< \frac{1}{2} m_i$		16	17,6 „
$\frac{1}{2} m_i$	$\frac{3}{4} m_i$		14	15,5 „
$\frac{3}{4} m_i$	m_i		14	13,0 „
m_i	$1\frac{1}{2} m_i$		14	17,4 „
$1\frac{1}{2} m_i$	$2 m_i$		11	8,4 „
$2 m_i$	$3 m_i$		5	4,1 „
$3 m_i$	$4 m_i$		3	0,2 „
$4 m_i$	∞m_i		0	0,0 „

Abnorme Abweichungen finden sich lediglich in der Tatsache, daß Fehler größer als $3 m_i$ in drei Fällen vorkommen, während kein solcher Fall hätte auftreten sollen.

Um aber noch deutlicher zu zeigen, daß die gefundene übernormale Dispersion offenbar auf Unregelmäßigkeiten beim Versuch zurückzuführen ist, nicht aber auf die Systematik der Fehleranordnung, stellen wir eine neue Tabelle auf, indem wir je fünf Serien der Originalreihe zusammenfassen, und zwar der Reihe nach. Wir erhalten so die Reihe:

	α (weiß)	s (zus.)		α (weiß)	s (zus.)
1	1640	3320	11	1247	2442
2	1532	3131	12	1006	2076
3	1418	2814	13	1628	3308
4	1512	2880	14	1514	3071
5	1471	2957	15	1570	3127
6	1522	3188	16	1588	3194
7	1477	2865	17	1044	2033
8	1387	2717	18	1560	3138
9	1330	2646	19	1053	2126
10	1252	2510			

Man errechnet aus dieser Reihe $Q^2 = 1,387$ und somit

$$Q = 1,18$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,16.$$

Q überschreitet den apriorischen mittleren Fehler nur noch um einen geringen Betrag. Wir beobachten somit beim Zusammenwerfen mehrerer

Einzelversuche eine Verringerung der in Einheiten des mittleren Fehlers ausgedrückten Abweichung in Q , d. h. ein Näherrücken des Dispersionsquotienten an die Erwartung. Das Zusammenwerfen von Einzelversuchen haben wir dabei ohne jede Tendenz vorgenommen, indem wir je die gleiche Anzahl aufeinanderfolgender, nicht in besonderer Weise angeordneter Einzelversuche zusammenfaßten. Unsere Beobachtung nun, nämlich das Näherrücken von Q an die Erwartung, ist zwar durchaus kein hinreichendes, aber doch ein notwendiges Kriterium für die Berechtigung der Annahme, daß in der Originalreihe allen Versuchen dieselbe Wahrscheinlichkeit zugrunde liegt, aber etliche Versuche durch Unregelmäßigkeiten gestört sind.

Im übrigen verdienen ohne Zweifel solche Reihen, in denen der Stammbaum der letzten Generationen weniger kompliziert ist als im vorliegenden Fall, gerade hier, bei unserer Kritik, mehr Beachtung. Daß im vorliegenden Fall Unregelmäßigkeiten vorkommen konnten, geht aus der Tatsache hervor, daß neben Kolben mit weißen und gelben Körnern auch ein solcher mit blauen Körnern auftrat. So gut hier eine Unregelmäßigkeit auftrat, die entdeckt werden mußte, können auch anderswo Störungen aufgetreten sein, die nicht kontrolliert werden konnten und verborgen blieben.

Kapitel IV. Der Rest des Materials.

§ 1. Botanisches Material.

Der Umfang des sonst noch vorhandenen Materials bleibt weit zurück hinter den Versuchsreihen bei *Pisum* und *Zea Mays*. Die zahlreichen in der Literatur vorhandenen Tabellen ganz geringen Umfangs führen zu unsicheren Resultaten. Im übrigen ist anzunehmen, daß, was wir bei Erbsen und Mais gefunden haben, auch im übrigen Pflanzenreich zutrifft, und wir bringen im folgenden einige Stichproben¹⁾.

E. Baur bringt in seinen „Untersuchungen über die Erbliehkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*“¹⁾ in Tabelle II Versuche über Kreuzung von gelb- und grün-

¹⁾ Das gesamte botanische Material wurde geprüft. Wir führen hier nur die interessantesten Reihen vor.

blättrigen Individuen und erwartet auf Grund der eigenartigen bei einigen *Aurea*-Varietäten von *Antirrhinum* bestehenden Erblichkeitsverhältnisse 50% gelb- und 50% grünblättrige Individuen. Er erhält

	α (grünblättrig)	s (zus.)
1	36	89
2	4	14
3	17	29
4	59	102
5	34	68
6	50	99
7	77	158
8	13	26
9	109	212
10	45	102
11	137	279
	581	1178

$$\begin{aligned}
 n &= 11 \\
 \Sigma \alpha : \Sigma s &= 0,493 \\
 \text{erw. } 0,500 \pm 0,015 \\
 Q &= 1,00 \\
 \text{erw. } 1 \pm 0,21 \\
 \Theta &= 0,85 \\
 \text{erw. } 1 \pm 0,24
 \end{aligned}$$

in genügender Übereinstimmung mit der Theorie.

In Reports I S. 15 ff. werden Kreuzungsversuche mit *Lychnis* mitgeteilt. Nach Kreuzung behaarter und unbehaarter Varietäten findet sich als Nachkommenschaft der Bastarde in Tabelle II, S. 17:

	α (unbehaart)	s (zus.)
1	6	23
2	21	103
3	12	43
4	4	15
5	17	64
6	14	76
7	10	38
8	14	73
9	6	21
10	16	53
11	2	9
12	4	16
	126	534

$$\begin{aligned}
 \Sigma \alpha : \Sigma s &= 0,236 \\
 \text{erw. } 0,250 \pm 0,019 \\
 Q &= 0,68 \\
 \text{erw. } 1 \pm 0,20
 \end{aligned}$$

¹⁾ Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 25, S. 453.

und bei Rückkreuzung des Bastards mit der rezessiven Form in Tabelle III, S. 18

	α (unbehaart)	s (zus.)
1	27	58
2	60	127
3	75	152
4	49	94
5	25	43
6	4	8
7	11	27
8	80	170
9	7	16
10	5	12
11	24	38
12	6	15
13	16	29
14	44	91
	433	880

$$\begin{aligned}\Sigma \alpha : \Sigma s &= 0,492 \\ \text{erw. } 0,500 \pm 0,017 \\ Q &= 0,74 \\ \text{erw. } 1 \pm 0,19.\end{aligned}$$

Trotz der geringen Anzahl von Serien nimmt es wunder, daß Q die Grenzen des mittleren Fehlers beidemal nach der Richtung unternormaler Dispersion überschreitet.

Tabelle IV in Reports I (S. 50) berichtet über die Individuen, die aus der Rückkreuzung eines Bastards aus braun- und grünsamigen Levkoyen mit der rezessiven (grünen) Form hervorgingen. Bei der bestehenden Faktorenkoppelung fanden sich (siehe Tabelle S. 193, oben):

Man findet

$$\begin{aligned}\Sigma \alpha : \Sigma s &= 0,496 & Q &= 0,91 \\ \text{erw. } 0,500 \pm 0,017 & & \text{erw. } 1 \pm 0,12. \\ 12 \text{ mal traten zu viele Behaarte auf,} \\ 18 \text{ mal zu wenig,} \\ 2 \text{ mal war genau die Hälfte behaart.}\end{aligned}$$

Fehler kleiner als der mittlere kommen vor 24 mal (erw. 21,8),
Fehler zwischen einfachem und doppeltem Betrag des
mittleren Fehlers 6 mal (erw. 8,7);
Fehler größer als der doppelte mittlere Fehler 2 mal (erw. 1,5).
Die Kriterien stehen alle in guter Übereinstimmung mit der Theorie.

	α (behaart)	s (zus.)	$\alpha^2 : s$	d
1	12	23	6,261	+ 1
2	16	24	10,667	+ 8
3	10	23	4,348	— 3
4	0	3	0,0	— 3
5	12	19	7,579	+ 5
6	5	20	1,25	— 10
7	18	34	9,529	+ 2
8	15	28	8,036	+ 2
9	17	30	9,633	+ 4
10	16	33	7,758	— 1
11	21	43	10,256	— 1
12	11	23	5,261	— 1
13	10	23	4,348	— 3
14	14	29	6,759	— 1
15	6	17	2,118	+ 5
16	5	7	3,571	+ 3
17	8	15	4,267	+ 1
18	3	6	1,5	0
19	31	62	15,5	0
20	40	63	25,397	+ 17
21	27	49	14,878	+ 5
22	20	39	10,256	+ 1
23	4	13	1,231	— 5
24	7	15	3,267	— 1
25	12	26	5,538	— 2
26	9	20	4,05	— 2
27	8	15	4,267	+ 1
28	6	13	2,769	— 1
29	25	56	11,161	— 6
30	20	46	8,696	— 6
31	11	24	5,042	— 2
32	11	26	4,654	— 4
	430	867	219,847	107

Endlich sei die in Reports II, S. 20 befindliche Reihe behandelt. Bei einer Rückkreuzung des Bastards aus der weißen *Matthiola incana* und einer cremefarbenen Zehnwochen-Levkoje mit der rezessiven (cremefarbenen) Form treten grüne, braune und intermediäre Individuen im Verhältnis 1:1:2 auf. Bei den Früchten von vier Pflanzen wurden folgende Zahlen gefunden.

	grün	intermediär	braun
1	16	15	30
2	20	24	25
3	21	14	27
4	13	9	23
5	15	22	26
6	11	14	36
7	14	16	27
8	16	16	31
9	9	21	29
10	15	19	31
11	5	5	9
12	9	16	24
13	12	21	22
14	16	12	19
15	15	13	32
16	15	16	33
17	12	16	31
18	17	13	42
19	14	20	31
20	15	10	38
21	23	7	37
22	18	6	27
23	10	14	22
	331	339	652

Man findet

für die Grünen

relative Häufigkeit: 0,250

erw. $0,250 \pm 0,012$

$Q = 0,92$

erw. $1 \pm 0,15$

$\Theta = 0,89$

erw. $1 \pm 0,16$

$R = 0,84$

erw. $1 \pm 0,18$,

für die Braunen

relative Häufigkeit: 0,493

erw. $0,500 \pm 0,014$

$Q = 0,95$

erw. $1 \pm 0,15$

$\Theta = 0,94$

erw. $1 \pm 0,16$

$R = 0,93$

erw. $1 \pm 0,18$

in guter Übereinstimmung mit der Theorie.

§ 2. Zoologisches Material.

Beim zoologischen Material mehren sich die Fälle unechter Mendelscher Reihen. Sowohl bei den Hühnerkämmen als bei den Seidenwürmern — über beides ist besonders umfangreiches Material vorhanden — trifft man häufig Abweichungen vom apriorischen Wert der relativen Häufigkeiten, welche nicht dem Zufall allein zugeschrieben werden können. Daß aber bei echten Mendelschen Reihen auch hier normale Dispersion auftritt, dafür seien zwei Beispiele vorgeführt.

Bateson und Punnett finden¹⁾ bei Kreuzungen von Hühnern mit Erbsen- bzw. Rosenkamm nach Rückkreuzung eines Bastards mit der rezessiven Form 449 Dominante und 469 Rezessive.

¹⁾ Reports to the Evolution Committee, II, S. 100 ff.

	α (rezessiv)	s (zus.)
1	15	22
2	21	33
3	21	34
4	9	20
5	5	13
6	16	39
7	15	34
8	30	55
9	24	45
10	18	30
11	42	84
12	46	106
13	5	9
14	3	9
15	12	22
16	16	25
17	5	9
18	36	66
19	7	15
20	4	10
21	3	6
22	110	210
23	6	22
	469	918

$$\Sigma |d| = 112$$

$$\Sigma \sqrt{s} |d| = 287,83$$

$$\Sigma \sqrt{s} = 130,961$$

$$\Sigma s^{3/4} = 337,69.$$

Man erhält bei $n = 23$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,511$$

$$\text{erw. } 0,500 \pm 0,017$$

$$Q = 1,00$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,15$$

$$\Theta = 1,07$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,17$$

$$R = 1,07$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,18,$$

zu viele Rezessive in 12 Fällen
die erwartete Zahl von

Rezessiven in 2 "

zu wenig Rezessive in 9 "

$0 \leq \text{Fehler} < m_i$ in 14 (erw. 15,7) Fällen

$m_i \leq$ " $< 2 m_i$ " 8 (" 6,2) "

$2 m_i \leq$ " $< 3 m_i$ " 1 (" 1,0) "

$3 m_i \leq$ " $< \infty m_i$ " 0 (" 0,1) "

Sämtliche Kriterien zeigen gute Übereinstimmung von Beobachtung und Theorie.

Noch ein weiteres Beispiel über Vererbung bei Hühnern sei vorgeführt. Es dominiert hier, wie bereits in Reports I festgestellt wird, weiß über farbig. In der F_2 -Generation findet Bateson¹⁾ 161 farbige unter 727 Individuen und führt die große Abweichung der relativen Häufigkeit 0,221 der farbigen Individuen vom apriorischen Wert $0,250 \pm 0,016$ auf Klassifizierungsfehler zurück. Bei der Rückkreuzung des Bastards mit der rezessiven Form werden die folgenden Zahlen gefunden¹⁾:

¹⁾ Reports to the Evolution Committee, III, S. 17, 18.

	α (farbig)	s (zus.)
1	4	7
2	4	12
3	14	24
4	7	16
5	36	63
6	20	31
7	9	11
8	11	19
9	13	32
10	4	9
11	15	40
12	19	24
13	7	12
14	2	4
15	4	9
16	14	28

	α (farbig)	s (zus.)
17	12	21
18	15	28
19	7	13
20	4	7
21	5	10
22	7	15
23	6	17
24	0	1
25	13	28
26	31	49
27	4	8
28	4	11
29	8	10
30	8	15
31	3	7
32	13	23

$$\Sigma \alpha = 323$$

$$\Sigma s = 604$$

$$\Sigma \alpha : \Sigma s = 0,535$$

$$\text{erw. } 0,500 \pm 0,020$$

$$Q = 1,05$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,12$$

$$\Theta = 1,11$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,14$$

$$R = 1,12$$

$$\text{erw. } 1 \pm 0,15.$$

Es traten 16 mal zu viel Rezessive,
 4 „ die zu erwartende Anzahl,
 12 „ zu wenig Rezessive

auf. Der Fehler lag

zwischen 0 und m 21 mal (erw. 21,8),

„ m „ 2 m 9 „ („ 8,7),

„ 2 m „ ∞ m 2 „ („ 1,5).

Offenbar ist die relative Häufigkeit im Mittelwertskriterium durch Klassifizierungsfehler entsteht. Die übrigen Kriterien zeigen gute Übereinstimmung mit der Theorie.

Kapitel V. Die Bedeutung des Resultats.

Es ist nunmehr notwendig, über die Bedeutung zu sprechen, die dem gewonnenen Resultate zukommt. Im Falle der echten Mendelschen Reihen zeigt das Auftreten normaler Dispersion und die gute Übereinstimmung mit dem Bernouillischen Schema, daß bei Monohybriden die relativen Häufigkeiten der mit den verschiedenen Merkmalen versehenen Individuen den Charakter mathematischer Wahrscheinlichkeiten haben, daß der Zufall und nur der Zufall die Abweichungen von der Erwartung hervorruft. Der biogenetische Vorgang hat ein Analogon in den Ziehungen aus einer Urne. Die beiden Eltern bilden Gameten, von denen genau die Hälfte das dominante A als Anlage bekommt, die andere Hälfte das rezessive a, das bedeutet in der Sprache des Mathematikers: die Urnen werden in allen n Fällen, in denen der Versuch wiederholt ist, in gleicher Weise gefüllt, nämlich so, daß die Wahrscheinlichkeit für Entstehung eines Individuums mit rezessivem Merkmal p wird. Die Größen s_i geben die Anzahl der Ziehungen an, die aus jeder der n gleichmäßig gefüllten Urnen gemacht werden; α_i der s_i -Individuen zeigen das rezessive Merkmal. Beachten wir, daß das Resultat normaler Dispersion nur möglich ist, wenn die Urnen alle genau in der gleichen Weise gefüllt sind! Nicht eine Regel besteht, wonach p die relative Häufigkeit der Rezessiven in den Urnen ist, aber Schwankungen vorkommen können, sondern ein biogenetisches Gesetz muß bestehen, welches die genaue Gleichheit der Urnenfüllung bewirkt, welches zur Folge hat, daß genau die eine Hälfte der Gameten das eine Merkmal, die andere das andere Merkmal als Anlage mitbekommt. Die Zellforschung nimmt an, daß das bei einer Reduktionsteilung geschieht. Alsdann finden sich die Gameten durchaus zufällig zusammen, das müssen wir ebenfalls aus dem Resultat normaler Dispersion schließen. Wenn weiterhin wir es mit einer unechten Mendelschen Reihe zu tun haben, so dürfen wir annehmen, daß auch hier ein dem Würfelspiel analoger Vorgang zugrunde liegt, daß aber dieser einfache Vorgang auf Grund vorher oder nachher eintretender Unregelmäßigkeiten in der Reihe nicht sein einfaches Abbild gefunden hat. Nicht war es unsere Absicht, für jeden Fall auf die Gründe der so veranlaßten Abweichungen einzugehen, wir haben nur gezeigt, daß in vielen Fällen die Übereinstimmung zwischen Theorie und Beobachtung vollkommen ist, nur wo dies nicht der Fall ist, da wird der Experimentator nach der Ur-

sache der Unregelmäßigkeit suchen müssen und diese Untersuchung hat bereits in einigen Fällen zum Ziel geführt.

Zum Schluß noch ein Ausblick! Bei Monohybriden besteht, wie wir zeigten, normale Dispersion hinsichtlich der verschiedenen Kategorien. Ist das auch bei Polyhybriden der Fall? Hier treffen wir in F_2 bei Vererbung der Merkmalspaare $A - a$ und $B - b$ — um einen einfachen Fall vor Augen zu haben — vier Arten von Individuen

AB, Ab, aB, ab

und zwar im Verhältnis

$9 : 3 : 3 : 1$

und jede einzelne dieser Kategorien kann normale Dispersion nur dann zeigen, wenn die Bastarde F_1 die vier verschiedenen Arten von Gameten in genau der gleichen Anzahl produzieren, wenn also von vier Gameten immer genau ein Exemplar die Faktoren AB , eines die Faktoren Ab , eines aB und eines ab besitzt. Dann sind die Urnenfüllungen gleichmäßig und normale Dispersion ist zu erwarten. Tatsächlich aber sind die Urnenfüllungen ungleich, wenn Mendels Unabhängigkeitsregel gilt, da diese Regel von einem biogenetischen Gesetz, das eine genau gleiche Zahl der vier Gametenarten hervorrufen würde, nichts weiß, vielmehr gerade behauptet, daß kein solches Gesetz bestehe, sondern die beiden Merkmalspaare unabhängig voneinander vererbt werden, so daß also von vier Gameten auch manchmal

$2 AB, 0 Ab, 0 aB, 2 ab$

sind, oder

$0 AB, 2 Ab, 2 aB, 0 ab.$

Die Folge wird dann sein, daß die Serienwahrscheinlichkeiten schwanken, und in den einzelnen Kategorien ist übernormale Dispersion zu erwarten, nicht obwohl, sondern weil Unabhängigkeit in der Vererbung der beiden Merkmalspaare besteht.

Herrn Prof. Dr. Bernstein danke ich herzlich für die Anregung zur vorliegenden Arbeit, sowie für die gütige Beratung bei ihrer Durchführung.

Kleinere Mitteilungen.

Über das Vorkommen vollkommener Dominanz bei einem quantitativen Merkmal.

H. Kappert, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.

(Eingegangen am 25. November 1919.)

Völlige Dominanz, d. h. vollkommene Ausbildung des einen elterlichen Merkmales im Bastard und die gänzliche Unterdrückung des entsprechenden Merkmales des anderen Elters, ist sicher keine häufige Erscheinung. Fälle, in denen Dominanz in diesem engen Sinne vorzuliegen schien, zeigten bei genauer Prüfung doch nicht selten eine mehr oder weniger deutliche Einwirkung auch des rezessiven Elters¹⁾. Quantitative Untersuchungen von Correns²⁾ an Bastarden zwischen gefärbten und ungefärbten, bezw. hell- und dunkelblühenden Pflanzensippen deckten zuerst die Fehlerquellen auf, die vorher öfter dem Beobachter volle Dominanz vorgetäuscht hatten, wo in Wirklichkeit eine intermediäre Vererbung vorlag. Auch hernach mögen noch oft ähnliche Fehlerquellen zu falschen Angaben geführt haben. Jedenfalls läßt die Tatsache, daß die Bastarde für gewöhnlich eine intermediäre Stellung einnehmen, sobald es sich um zahlenmäßig bestimmbare Merkmale handelt, die Angabe vollkommener Dominanz bei nur qualitativ bestimmbaren Merkmalen mit Fug und Recht zweifelhaft erscheinen³⁾.

Es gibt jedoch seit Mendel Angaben über die Dominanz zweier Merkmale, die einer quantitativen Untersuchung sehr wohl zugänglich sind. Das ist einmal die rote Blütenfarbe der Felderbse, die über das Weiß der Gartenerbse dominieren soll, und dann der hohe Wuchs der gewöhnlichen Gartenerbsen, der über den Zwergwuchs der mit besonderer Vorliebe zum Treiben benutzten Sorten dominiert.

¹⁾ Correns, Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. Berichte der D. Bot. Ges., 1903.

²⁾ Ebendort.

³⁾ Correns Zur Kenntnis einf. mendelnder Bastarde. Sitzungsber. der Kgl. Pr. Ak. der Wiss., 1918, XI, S. 252.

Die Farbintensität der Blüten von Hybriden zwischen roten und weißen Sippen wurde unlängst von Bach¹⁾ in genau derselben bereits von Correns²⁾ angegebenen Weise untersucht. Es zeigte sich, daß der Anthozyangehalt außerordentlich schwankte, bald waren Bastardblüten heller, bald dunkler als Blüten einer rein roten Sippe, jedoch scheinen die Versuche einstweilen noch kein Urteil, ob wirkliche oder nur scheinbare Dominanz vorliegt, zu erlauben.

Die Frage, ob bei dem Merkmalspaare: hoher-zwergiger Wuchs, die Dominanz der Hochwüchsigkeit eine vollkommene ist, wurde von mir zu entscheiden versucht. Die Arbeit wurde jedoch durch den Krieg sehr behindert und zeitweilig unterbrochen.

Unter den obenerwähnten hochwüchsigen Erbsen gibt es Sippen, die weit über Manneshöhe hinauswachsen, während es andererseits Zwerge gibt, die nicht einmal einen Fuß Höhe erreichen. Zwischen diesen Extremen gibt es überaus zahlreiche Übergänge, die nicht Folge zufälliger Außenbedingungen, sondern Eigentümlichkeit der betreffenden Sippe sind. In der Mannigfaltigkeit dieser durch ihre Höhe unterschiedenen Sorten lassen sich drei Kategorien unterscheiden, hochwüchsige Sippen, Halbzwerge und Zwerge, und zwar ist es nicht so sehr die absolute Höhe, auch nicht die für die einzelnen Sorten verschiedene Anzahl der Internodien, sondern, von den besonderen Eigenheiten des Wuchses der Zwerge abgesehen, die Länge der einzelnen Internodien, die im wesentlichen als Charakteristikum der drei genannten Größenkategorien gelten kann. Während nämlich die drei zunächst gebildeten Internodien bei allen Sorten sich noch nicht sehr auffällig zu unterscheiden pflegen, beginnt bei den hochwüchsigen Sorten vom vierten Internodium ab eine stärkere Streckung, die ihr Maximum in dem unter der ersten Blüte stehenden Internodium erreicht. Dieses längste Internodium, in seiner Länge variierend, wird bei hochwüchsigen Sorten unter nicht zu ungünstigen Bedingungen etwa 15—20 cm lang, bei den Halbzwerge unter gleichen Bedingungen 7—9 cm und bei den Zwergen bis zu 5 cm lang. Wie diese längsten Internodien, so unterscheiden sich auch die anderen Internodien der verschiedenen Sippen voneinander, so daß irgendein Internodium einer hohen Sorte durchweg länger ist, als das entsprechende einer Zwergsorte. Wir erhalten also in den mittleren Internodienlängen brauchbare Unterscheidungsmerkmale für unsere verschiedenen Größenklassen.

Über die genetischen Beziehungen der genannten Größenkategorien zueinander ist noch wenig bekannt. Außer der alten Angabe, daß die Hochwüchsigkeit über Zwergwuchs dominiert, ist durch Untersuchungen von Keeble und Pellew als erwiesen anzusehen, daß die Unterschiede der ver-

¹⁾ Bach, Zur näheren Kenntnis der Faktoren der Anthozyanbildung bei *Pisum*. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, Bd. III.

²⁾ Correns a. a. O., 1903.

schiedenen Höhenklassen durch verschiedene Faktoren bedingt sein können¹⁾. Bei Kreuzung zweier „halbhoher“ d. h. zweier in ihrer absoluten Höhe eine Mittelstellung zwischen extrem hohen und zwergigen Sorten einnehmenden Erbsen ergab die F_1 -Generation Bastarde, die in der Höhe beide Eltern bedeutend übertrafen²⁾. In F_2 kamen Typen der F_1 -Pflanzen mit Typen der beiden Eltern und Zwerge vor. Auf Grund dieser Beobachtungen schließen Keeble und Pellew auf Anwesenheit zweier Faktoren, deren einer, L, die Länge der einzelnen Internodien, deren anderer, T aber die Dicke des Stengels und zugleich eine Erhöhung der in der Hauptsache durch Faktor L bedingten Internodienlängen bewirken soll. Die beiden Eltern haben danach die Faktoren tL bzw. Tl (nach unserer Definition ist das letzte Elter, dessen Internodien von mittlerer Länge waren, ein Halbzweig) besessen. Der auffallend hohe, die Maße der Eltern überschreitende Bastard in F_1 enthielt sowohl den Faktor T wie L, wenn auch beide nur einmal. In F_2 mußte natürlich auch die Kombination tl auftreten und diese ist in den dort gefundenen Zwergen verwirklicht. Es sind aber höchstwahrscheinlich noch mehr Faktoren beteiligt, war doch die Höhe der aufgetretenen Zwerge eine sehr verschiedene. Ich benutzte für die Untersuchung, ob die angegebene Dominanz des Merkmales hoher Wuchs über Zwergwuchs eine vollkommene ist, zunächst zwei Sorten, die sich außer in ihrer absoluten Höhe und der mittleren Internodienlänge nur wenig unterschieden. Es waren dies die etwa 1,20 m hoch werdende Sorte Laxtons Vorbote und die etwa 25 cm hohe Sorte William Hurst. Beide Sorten waren 1912 von Haage-Schmidt bezogen worden. Von einer im Jahre 1913 gewachsenen F_1 -Bastardpflanze wurde 1914 die zweite Generation gezogen, und an diesem Material³⁾ mit der Untersuchung begonnen. Zunächst wurden die zu zweien in Töpfe pikierten Keimlinge alle halbe Woche gemessen, um neben den offenkundigen

¹⁾ Keeble-Pellew, The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas. Journal of Genetics, 1910. — Zusatz bei der Korrektur: In den letzten Jahren hat O. E. Wright in einer Arbeit: The inheritance of height in Pisum (1917) diese Verhältnisse einer eingehenden Untersuchung unterzogen, die zu einer Erweiterung der von Keeble u. Pellew gewonnenen Resultate führten. Die Arbeit war mir infolge des Krieges bisher unzugänglich gewesen.

²⁾ Der von den Autoren angegebene Unterschied der F_1 -Generation gegenüber den Eltern ist ein außerordentlich großer, es kann sich keinesfalls um eine durch die Bastardierung an sich bedingte bessere Entwicklung handeln.

³⁾ Ich zog es vor, Pflanzen der F_2 oder einer weiteren Generation für die Untersuchungen zu benutzen, da in F_1 naturgemäß nur verhältnismäßig wenige Individuen, die event. noch von verschiedenen Pflanzen stammten, zur Verfügung standen. Auch gaben die fremdbestäubten Hülsen der P-Pflanzen (wohl infolge technischer Mängel beim Kastrieren oder Bestäuben) meist weniger Samen als andere Blüten und es war zu befürchten, daß diese Bastardsamen gegenüber den übrigen schlechter ernährt, auch niedrigere Pflanzen in F_1 geben würden. — Eine Steigerung der Höhe der F_1 -Pflanzen habe ich übrigens nie beobachtet.

quantitativen (meßbaren) auch etwa vorhandene, in der Wuchsart begründete morphologische (qualitative) Unterschiede zu finden. Solch ein Unterschied ist bei der Bohne inzwischen von Norton und Emerson¹⁾ angegeben worden. Bei *Phaseolus* soll das Sproßwachstum der Stangenbohne ein unbegrenztes sein, während bei der Buschbohne jeweils die Hauptachse absterben und ein Seitensproß ihre Stelle einnehmen soll. Ein derartig tiefgehender Unterschied besteht nun bei der Erbse sicherlich nicht, immerhin war mit der Möglichkeit ähnlicher Unterschiede zu rechnen.

Die Höhen, die die Pflanzen nach je einer Woche erreicht hatten, sind in der Tabelle I wiedergegeben. Die Pflanzen sind von vornherein nach ihrem Charakter, ob homo- oder heterozygotisch hochwüchsige und Zwerge zusammengestellt²⁾. Aus den Zahlen der Tabelle I ergeben sich durch Subtraktion die wöchentlichen Zuwachsgrößen für die einzelnen Pflanzen. Diese sind in Tabelle II zusammengestellt. Sie zeigen, daß sämtliche Pflanzen während der ersten drei bis vier Wochen allwöchentlich eine Zuwachssteigerung erfuhren, während der fünften Woche erfolgte bei allen hochwüchsigen Pflanzen eine merkliche Abnahme, die bei einzelnen schon in der vierten Woche begonnen hatte. In der sechsten Woche steigerte sich der Zuwachs bei allen wieder beträchtlich. Die Zwerge zeigten die starke Abnahme der Zuwachsgröße in der fünften Woche nicht, im Gegenteil war bei ihnen, mit Ausnahme der Pflanze Nr. 14, nach einer geringen Abnahme in der vierten bereits in der fünften Woche wieder eine Steigerung der Zuwachsgröße festzustellen. Diese Differenz ist aber so geringfügiger Art, daß sie nicht als ein zu Erblichkeitsuntersuchungen geeignetes Unterscheidungsmerkmal gelten kann. Besonders deutlich werden die Verhältnisse in der Fig. 1, wo die wöchentlichen Zuwachsgrößen von je drei homo- und heterozygotisch hohen und zwergigen Pflanzen in Kurvenform eingetragen sind. Rechnet man den Wochenzuwachs in $\%$ der Gesamthöhe für jede einzelne Pflanze um, so ergibt sich für Zwerge und hochwüchsige Pflanzen eine fast noch größere Übereinstimmung. Ebenso zeigt sich in der Abhängigkeit des Zuwachses von der bereits erreichten Höhe bei beiderlei Pflanzen kein Unterschied³⁾. Es

¹⁾ Norton. Heredity of habit of growth in *Phaseolus vulgaris* (Am. Naturalist, 1915.) Emerson, A genetic study in plant height in *Phaseolus vulgaris*. Research Bull. 7. Agricultur. Exper. St. of Nebraska 1916. — Referiert Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, Bd. IV.

²⁾ Offenbar wurde dieser Charakter der hochwüchsigen Pflanzen natürlich erst im nächsten Jahre aus der Art der Nachkommenschaft, je nachdem, ob diese wieder nur aus hohen, oder hohen und zwergigen Pflanzen bestand.

³⁾ Nach Plahn-Appiani (Zeitschr. für Pflanzenzüchtung 1914) nehmen die Glieder eines Getreidehalmes in einem Längenverhältnis zu, das der geometrischen Progression mit ganz bestimmten Quotienten entspricht. Bei der Erbse sind die Abhängigkeitsverhältnisse der Internodien voneinander nicht so klarliegend, sicher aber herrschen irgendwelche innere Gesetzmäßigkeiten auch hier.

Tabelle I.
Laxt. Vorbote \times W. Hurst F₂.
Jeweils erreichte Höhe in Zentimetern.

Pflanze Nr.	5	9	15	16	17	2	3	4	7	11	13	1	8	10	14	6
Höhe zu Beginn der Messungen	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm
Nach I. Woche	10,0	9,0	9,1	9,3	10,5	9,2	8,8	6,8	7,7	10,0	8,9	3,1	2,4	3,8	2,8	3,3
II. "	19,0	20,6	21,3	18,1	17,6	17,7	20,0	14,6	20,0	18,0	17,8	5,0	4,5	6,0	5,0	6,5
III. "	35,1	26,1	35,1	33,0	32,6	—	32,6	26,4	32,9	31,6	31,0	5,7	5,9	7,5	9,0	8,7
IV. "	61,6	47,3	59,5	53,9	46,0	47,7	53,6	43,4	54,0	53,1	54,9	9,1	10,5	11,2	9,8	15,8
V. "	80,5	63,4	79,5	73,9	66,2	61,4	71,3	68,1	72,0	72,0	69,6	11,4	12,8	14,5	14,5	19,6
VI. "	88,9	78,2	91,8	81,4	80,2	81,7	82,5	79,6	84,3	86,7	84,5	14,6	17,8	18,3	18,8	25,1
	109,2	101,0	109,5	100,8	96,9	107,4	98,0	99,3	103,6	114,2	107,2	17,1	23,7	26,7	24,5	33,0
	Homozygoten										Heterozygoten					
											Zwerge					

Tabelle II.
Laxt. Vorbote \times W. Hurst F₂.
Wochenzuwachs in Zentimetern.

Pflanze Nr.	5	9	15	16	17	2	3	4	7	11	13	1	8	10	14	6
I. Woche	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm
II. "	9	11,6	12,2	8,8	6,1	8,5	11,2	7,8	12,3	8	8,9	1,9	2,1	1,2	2,2	3,2
III. "	16,1	5,5	14,8	14,9	15,0	—	12,6	11,8	12,9	13,6	13,2	0,7	1,4	1,5	4,0	2,2
IV. "	26,5	21,2	24,4	20,9	13,4	—	21,0	17,0	21,1	21,5	23,9	3,4	4,6	3,7	0,8	7,1
V. "	28,9	16,1	20,0	20,0	20,2	23,7	17,7	24,7	18,0	18,9	14,7	2,3	2,3	3,3	4,7	3,8
VI. "	8,4	14,8	12,3	17,5	14,0	20,3	11,2	11,5	12,3	14,7	14,9	3,2	5,0	3,8	4,3	5,5
	20,3	22,8	17,7	19,4	16,7	25,7	15,5	19,7	19,3	27,5	22,7	2,5	5,9	8,4	5,7	7,9
	Homozygoten										Heterozygoten					
											Zwerge					

kann daher auf die Wiedergabe dieser aus den Tabellen I und II errechneten Zahlen und den daraus konstruierten Kurven verzichtet werden.

Nachdem also der Versuch, den Grundunterschied zwischen zwergigen und normal hohen Sippen auf leicht erkennbare und charakteristische Verschiedenheiten in der Wachstumsweise der Pflanzen zurückzuführen, erfolglos geblieben war, mußten die unter äußeren Bedingungen stark veränderlichen und darum für die Lösung der Frage weniger vorteilhaften Längenunterschiede zum Gegenstand der Untersuchung über die Dominanz gemacht werden. Beobachtet wurden sowohl die Gesamthöhe, die Internodienzahl, als die durchschnittliche Internodienlänge. Gerade bei dieser letzten glaube ich am

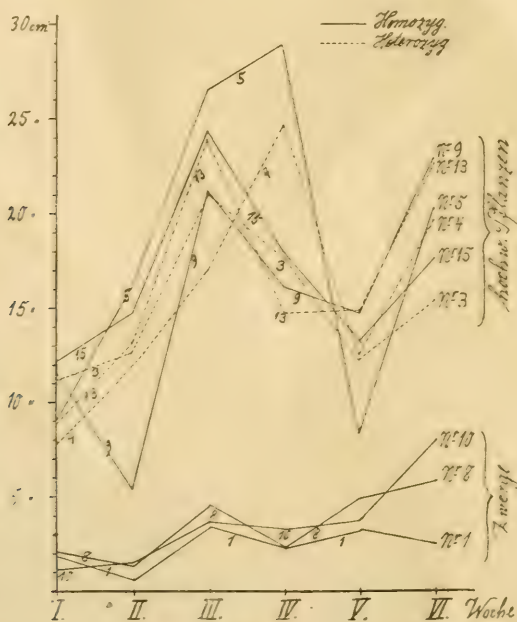


Fig. 1. Wochenwuchs homo- und heterozygotisch hoher und zwergiger Pflanzen.

ehsten etwaige Unterschiede zwischen homo- und heterozygotisch hohen Pflanzen zu finden. Vorzüglich die durchschnittliche Internodienlänge nämlich charakterisiert, wie schon erwähnt (S. 200), Zwerge, Halbzwerge und hohe Pflanzen, und gestattet auch dann noch meistens ein sicheres Urteil über die Zugehörigkeit einer Pflanze zu einer der erwähnten Kategorien, wenn ihre absolute Höhe infolge ungünstiger äußerer Bedingungen unter dem Normalmaß der betreffenden Kategorie geblieben ist.

Die Untersuchungen gingen nun so vor sich, daß die Pflanzen nach ihrem Absterben im Herbst sorgfältig aus dem Boden genommen und gemessen wurden. Auch die Anzahl der Internodien wurde dabei festgestellt.

Gelegentlich kam es nach längerer feuchter Witterung vor, daß eine scheinbar schon abgestorbene Pflanze an der Spitze neue Internodien bildete. Solche anormale Zuwüchse waren jedoch stets deutlich als solche zu erkennen (die Internodien nahmen an ihnen kontinuierlich wieder an Länge zu, während die aus der normalen Entwicklungszeit der Pflanze stammenden, von der ersten Blüte bis zur Spitze an Länge immer mehr abnahmen). Sie traten gelegentlich bei Homo- und Heterozygoten auf und wurden bei der Messung und Zählung nicht berücksichtigt. Die Samen der gemessenen hochwüchsigen Pflanzen wurden im nächsten Frühjahr ausgesät und je nachdem, ob aus ihnen nur wieder hochwüchsige oder hochwüchsige und zwergige Pflanzen hervorgingen, auf die homo- oder heterozygotische Natur des Elters geschlossen. Bestand die Nachkommenschaft einer Pflanze nur aus hochwüchsigen Individuen, deren Gesamtzahl so klein war, daß man auf die homozygotische Natur des Elters keinen sicheren Schluß ziehen konnte, so wurde von diesen Pflanzen noch eine weitere Generation gezogen. Waren auch hier nur hochwüchsige Pflanzen vorhanden, so durfte auch die zu prüfende Pflanze zu den Homozygoten gerechnet werden, denn wäre sie heterozygotisch gewesen, so wären unter ihren hochwüchsigen Nachkommen $\frac{2}{3}$ Heterozygoten gewesen, die in der folgenden Generation bei nicht zu kleiner Nachkommenschaft auch Zwerge hätten geben müssen. Bei diesem Verfahren war jedoch zu beachten, daß solche Pflanzen mit sehr kleiner Nachkommenschaft zu einem falschen Eindruck von den Unterschieden zwischen Homo und Heterozygoten führen konnten, denn eine Pflanze, die nur sehr wenig Samen brachte, befand sich offenbar in besonders ungünstigen Bedingungen, und diese Bedingungen konnten außer dem geringen Samenertrag auch eine \pm kümmerliche Ausbildung der vegetativen Teile bewirkt haben. Zu brauchen waren Messungen von solchen Pflanzen nur, wenn solche ertragarmen Individuen sowohl bei den Homo- wie bei den Heterozygoten in entsprechenden Zahlen auftraten. Von den Versuchen des Jahres 1917, die viele sichere Heterozygoten mit sehr wenig (unter 6!) Nachkommen ergaben, mußte eine ganze Anzahl Pflanzen ausgeschieden werden, weil die Weiterzucht der wegen geringer Nachkommenzahl fraglichen Homozygoten resultatlos abgebrochen werden mußte, da auch die wenigen Nachkommen der fraglichen Eltern wieder kaum Samen zur Reife gebracht hatten.

Die Resultate aller Messungen, zunächst aus dem Versuch Laxtons Vorbote \times William Hurst finden sich in Tabelle III zusammengestellt. Aus den Zahlen dieser Tabelle geht hervor, daß sich zwar in jedem Versuchsjahr ein kleiner Unterschied zwischen Homo- und Heterozygoten findet, und zwar sowohl hinsichtlich ihrer Höhe, als in der Anzahl ihrer Internodien, wie in ihrer mittleren Internodienlänge. Dieser Unterschied liegt aber in jedem Fall innerhalb der Spielräume der Differenz der Mittelwerte¹⁾ und ändert

¹⁾ Den Spielraum des Mittelwertes = $M \pm 3 m$ gerechnet. Vergl. Johannis, Elemente der exakten Erblchkeitslehre, II. Aufl., S. 101.

Tabelle III.

Versuchs- jahr	Genotypus	Durchschn. Höhe in cm	Durchschn. Internodienzahl	Durchschn. Länge der Internodien	n
1914	Homozygot.	111,80 \pm 3,83	14,60 \pm 0,83	7,70 \pm 0,28	5
	Heterozygot.	111,09 \pm 3,60	15,67 \pm 0,74	7,15 \pm 0,29	6
	Differ. Hom.-Het.	0,71 \pm 5,26	— 1,07 \pm 1,11	0,55 \pm 0,38	
1915	Homozygot.	43,67 \pm 0,84	13,00 \pm 0	3,35 \pm 0,07	6
	Heterozygot.	38,64 \pm 1,99	12,50 \pm 0,33	3,00 \pm 0,10	14
	Differ. Hom.-Het.	5,03 \pm 2,16	0,50 \pm 0,33	0,35 \pm 0,12	

außerdem in einem Falle sein Vorzeichen (Internodienzahl 1914). Durch den Versuch ist also ein Unterschied zwischen Homozygoten und Heterozygoten nicht sichergestellt. Andererseits läßt sich aber auch nicht sagen, daß die Unterschiede in diesem Versuch nur zufälliger Natur sind, da die Individuenzahl viel zu gering ist. Im übrigen zeigt ein Blick auf die Messungen des Jahres 1915, daß die Pflanzen gegenüber dem Jahre 1914 an Höhe ganz beträchtlich abgenommen haben. Auch ihr Samenertrag hatte so abgenommen, daß sich weitere Versuche mit diesen Sorten nicht lohnten. Ob der schlechtere Boden oder andere ungünstige Bedingungen in Dahlem (im Jahre 1914 waren die Pflanzen in Münster in Töpfen kultiviert) die Schuld an diesem „Abbau“ trug, oder ob es sich um einen Fall von Entartung normal selbstbestäubender Pflanzen infolge von Kreuzung handelte¹⁾, lasse ich dahingestellt.

Tabelle IV.

Versuchs- jahr	Genotypus	Durchschn. Höhe in cm	Durchschn. Internodienzahl	Durchschn. Länge der Internodien	n
1915	Homozygot.	85,50 \pm 7,00	16,50 \pm 1,15	5,35 \pm 0,30	6
	Heterozygot.	82,63 \pm 5,97	18,26 \pm 0,99	4,50 \pm 0,17	19
	Differ. Hom.-Het.	2,87 \pm 9,20	— 1,76 \pm 1,52	0,85 \pm 0,34	
1916	Homozygot.	146,77 \pm 9,10	22,38 \pm 0,79	6,51 \pm 0,23	13
	Heterozygot.	151,05 \pm 6,47	22,00 \pm 0,64	6,86 \pm 0,16	21
	Differ. Hom.-Het.	— 4,72 \pm 11,11	0,38 \pm 1,02	— 0,35 \pm 0,28	
1917	Homozygot.	100,20 \pm 2,43	20,18 \pm 0,28	4,95 \pm 0,09	44
	Heterozygot.	94,95 \pm 1,97	20,34 \pm 0,19	4,66 \pm 0,07	76
	Differ. Hom.-Het.	5,25 \pm 3,13	— 0,16 \pm 0,34	0,29 \pm 0,12	

¹⁾ Vergl. dazu die von Johannsen a. a. O., S. 550 diskutierten Resultate von East u. Hayes bei Tabakkreuzungen.

Fortgesetzt wurde die Untersuchung an einem Bastard zwischen der hochwüchsigen Mammutterbse und William Hurst, von dem im Jahre 1915 bereits eine F_2 -Generation zur Verfügung stand. Die Mammutterbse war viel höher als die im ersten Versuch verwandte Sorte, hatte mehr Internodien und eine größere Internodienlänge. Die Resultate, die dieser Versuch in den Jahren 1915—17 zeitigte, sind in Tabelle IV zusammengestellt. In bezug auf die durchschnittliche Höhe unterscheiden sich Homozygoten und Heterozygoten zwar in allen drei Versuchsjahren, doch sind diese Unterschiede zweimal beträchtlich kleiner und einmal nur um ein Geringes größer als der mittlere Fehler. Außerdem aber ist wohl zu beachten, daß das Vorzeichen der Differenz in der Höhe homo- und heterozygotischer Pflanzen wechselt, derart, daß zweimal (1915 und 17) die Homozygoten sich um ein Geringes höher erwiesen, einmal dagegen (1916), die Heterozygoten die größere Höhe besaßen. Das gleiche gilt für die durchschnittliche Internodienzahl, bei der ebenfalls ein Wechsel des Vorzeichens auftritt. Hier besitzen die Heterozygoten zweimal mehr, einmal (1916) weniger Internodien, als die Homozygoten. Die mittleren Internodienlängen stellen sich in zwei Versuchsjahren bei den Homozygoten etwas größer als bei den Heterozygoten, im Jahre 1916 besitzen dagegen die Heterozygoten durchschnittlich längere Internodien, so daß auch hier die rein zufällige Natur dieser Unterschiede sehr wahrscheinlich ist. Einwenden ließe sich gegen die Schlußfolgerung allerdings, daß erstens die Differenz zwischen Homo- und Heterozygoten in der Höhe, Internodienzahl und Internodienlänge unverhältnismäßig oft (10 mal) zugunsten der Homozygoten ausfallen, daß also trotz der an sich zwar unsicheren Differenzen doch auf einen durch die Homozygotie und Heterozygotie der hohen Pflanzen bedingten Unterschied zu schließen wäre. Zweitens kann man sich natürlich denken, daß die Ausprägung des Merkmals im Heterozygoten nur so wenig von der des Homozygoten differiert, daß der Nachweis dieses Unterschieds unmöglich wird. Dieser letzte Einwand ist allerdings durch nichts zu entkräften, denn theoretisch läßt sich immer noch ein Unterschied denken, wo praktisch jeder Nachweis unmöglich wird. Was aber den ersten Einwand betrifft, so läßt sich dagegen geltend machen, daß zwischen absoluter Höhe, Internodienzahl und Internodienlänge zwar kein genaues Parallelgehen, aber doch eine sehr deutliche Abhängigkeit besteht¹⁾, so daß eine solche Zusammenfassung der gefundenen Differenzen ein schiefes Bild ergeben würde. Immerhin aber ist einzuräumen, daß die Möglichkeit eines tatsächlichen Unterschiedes zwischen Homo- und Heterozygoten besteht, die größere Wahrscheinlichkeit spricht jedoch nach den vorliegenden Untersuchungen für das Vorliegen vollkommener Dominanz.

¹⁾ Vergl. die gleichzeitige Zunahme der Höhe, Internodienzahl und der mittleren Internodienlänge in den Jahren 1915 und 1916 der Tabelle III.

Zu überlegen wäre übrigens noch, ob, wenn in dieser zweiten Versuchsreihe etwa mehrere Faktoren die Unterschiede zwischen den Elternsippen bedingt hätten, nicht eventuelle Unterschiede zwischen Homo- und Heterozygoten verwischt worden wären. Daß dieses nicht der Fall ist, zeigt folgendes willkürlich erdachte Beispiel. Angenommen, es handle sich ähnlich dem von Keeble-Pellaw beschriebenen Falle um zwei Faktoren. *LL bedinge die Länge des Internodiums einer hochwüchsigen Pflanze, und zwar, wie wir annehmen wollen, eine Länge von 5 cm, sein Fehlen den Zwergwuchs mit 1 cm Internodienlänge. Der zweite Faktor TT bedinge dickere Stengel und zugleich eine Zunahme des Längenwachstums, sagen wir, um das Doppelte. Ferner sei die Ausbildung des Bastardes genau intermediär, d. h. seine Internodienlänge würde von dem nur einmal vorhandenen Faktor Ll auf 3 cm gebracht werden; der einmal vorhandene Faktor Tt bedinge eine $1\frac{1}{2}$ fache Verlängerung. In diesem Falle erhielten wir folgende Verhältnisse:

1 LLTT hätte Internodien von	10	cm	Durchschnittslänge,
2 LLTt hätten	"	"	je 7,5 "
1 LLtt hätte	"	"	5 "

ferner die Heterozygoten:

2 LlTT hätten Internodien von je	6	cm	Durchschnittslänge,
4 LlTt "	"	"	" 4,5 "
2 Lltt "	"	"	" 3 "

Bei einem idealen Spaltungsverhältnis würde man also folgende Durchschnittswerte für die Internodienlänge erhalten. Für die Homozygoten:

$$\frac{10 + 15 + 5}{4} = 7,5 \text{ cm, für die Heterozygoten: } \frac{12 + 18 + 6}{8} = 4,5 \text{ cm.}$$

Es ergäbe sich also bei zwei in der gedachten Weise wirkenden Faktoren eine Differenz von 3 cm zwischen homo- und heterozygotischen Pflanzen gegenüber nur 2 cm, wenn das Merkmal nur durch den einen Faktor L bedingt gewesen wäre. Würde man sich die Wirksamkeit des zweiten Faktors T als gänzlich unabhängig von L denken, d. h. würde T nicht ein Vielfaches der durch L bedingten Länge, sondern ein für allemal eine Verlängerung um einen bestimmten Betrag bewirken, so würde der Unterschied, wie man leicht ausrechnen kann, derselbe bleiben, wie beim Vorliegen nur eines einzigen Faktors. Auf jeden Fall kann also das Zusammenwirken mehrerer Faktoren einen etwa vorhandenen Unterschied zwischen Homo- und Heterozygoten nicht verwischen, sondern eher verschärfen. Die Tatsache also, daß bei den in bezug auf die Höhe usw. erheblich von den Zwergen verschiedenen Sippen sich ebensowenig eine sichere Differenz ergab, wie in dem ersten Versuch, macht trotz der immer noch kleinen Zahlen das Vorliegen völliger Dominanz wahrscheinlich.

Zusammengefaßt ergeben die vorliegenden Untersuchungen also:

1. Der Unterschied zwischen hochwüchsigen und zwergigen Erbsensippen ist nicht auf morphologische, durch die Art des Wachstums bedingte

Unterschiede, wie sie etwa von Emerson und Norton für Busch- und Stangenbohne angegeben wurden, zurückzuführen, sondern er besteht in quantitativen, meßbaren Unterschieden, sowohl der Gesamthöhe, wie der durchschnittlichen Internodienlängen.

2. Die Ergebnisse der angestellten vergleichenden Messungen an den Nachkommen zweier verschiedener Kreuzungen machen das Vorliegen vollkommener Dominanz bei den quantitativen Merkmalen der Pflanzenhöhe und Internodienlänge wahrscheinlich.

Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, November 1919.

Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien.

Von F. v. Huene in Tübingen.

(Eingegangen am 2. Januar 1920.)

In einigen Veröffentlichungen des Jahres 1914¹⁾ habe ich mich u. a. bemüht, die Geschichte der Saurischia klarzustellen und es ist Anlaß da, nochmals darauf zurückzukommen.

In Matthews wundervoller und ganz auf der Höhe der Zeit stehender, höchst dankenswerter Zusammenstellung „Dinosaurs“ (New York 1915) ist Seite 32 eine systematische Übersicht gegeben, von der der Verfasser selbst sagt, sie „is somewhat more conservative than the arrangement recently proposed by von Huene“. Dieselben Punkte, auf die ich gleich zu sprechen kommen will, sind auch übernommen in dem großartigen und ganz modernen, äußerst begrüßenswerten Buch von O. Abel, „Die Stämme der Wirbeltiere“ (erschienen Anfang Dezember 1919). Die Differenzen zwischen diesen beiden Darstellungen sind nicht groß.

Die von Marsh als Theropoden zusammengefaßte Gruppe glaubte ich auf Grund neuerer Funde und Untersuchungen in zwei Teile spalten zu sollen, die Coelurosauria und die Pachypodosauria. Diese Notwendigkeit haben die genannten Autoren anerkannt. Es ist möglich, vielleicht wahrscheinlich, daß diese beiden Zweige der Saurischia rückwärts in einer und derselben Stammform konvergieren, aber der Nachweis ist noch nicht erbracht.

¹⁾ Über die Zweistämmigkeit der Dinosaurier mit Beiträgen zur Kenntnis einiger Schädel. N. Jahrb. f. Min. usw. Beil. Bd. 37, 1914, S. 577ff. Fossilium Catalogus. I, 4, 1914. *Saurischia et Ornithischia triadica*. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geol. u. Pal. Abh. 13, 1, 1914. Das natürliche System der Saurischia. Centralbl. f. Min. usw. 1914, S. 154ff. The Dinosauria not being a natural order. Amer. Journ. Sci. 38, 1914.

Die Pachypodosauria spalten sich schon früh in der Trias wiederum in zwei Äste, d. h. sie treten gleich in der mittleren Trias schon zweigespalten auf. Der Unterschied dieser beiden Äste zeigt sich zunächst nur biologisch, morphologisch-osteologisch ist er im Anfang noch in keiner Weise auffallend; er ist anatomisch so klein, daß von einigen Gattungen noch nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, welchem der beiden Zweige sie angehören. Nichtsdestoweniger erscheint die Teilung als eine wohlbegründete, denn die beiden anfänglich nur biologisch getrennten Formenkreise divergieren mit der Zeit immer mehr und werden bald auch anatomisch sehr verschieden. Der eine Zweig ist in der Trias z. B. durch die Gattungen *Palaeosaurus*, *Zanclodon*, *Teratosaurus*, *Gresslyosaurus* repräsentiert. Diese Gattungen haben große sichelförmige scharfkantige Zähne, die sie als Raubtiere charakterisieren. Ihre direkte Fortsetzung finden sie in den jurassischen Gattungen *Megalosaurus*, *Streptospondylus*, *Allosaurus* und anderen sowie später dem kretacischen *Tyrannosaurus* als einem Endgliede. Diese eben genannte natürliche Entwicklungsgruppe *Palaeosaurus* bis *Tyrannosaurus* ist die carnivore oder wie Jaekel sagt therophage Linie der Pachypodosaurier. Die andere Entwicklungslinie der Pachypodosaurier ist von Anfang an charakterisiert durch blattförmige gesägte und gleichförmige ziemlich kleine Zähne, die auf Fisch- oder Kleintier- und Pflanzennahrung schließen lassen. Hier sind namentlich die Gattungen *Thecodontosaurus* und *Anchisaurus*, *Sellosaurus*, *Plateosaurus* in der Trias zu nennen, die — wie ich früher zu zeigen gesucht habe — direkt zu den Ceteosauriden und den anderen Sauropoden überleiten. Also die zweite Zweiglinie der Pachypodosaurier ist *Thecodontosaurus* bis Sauropoden. Infolge dieser eben ganz kurz nochmals dargelegten Auffassung, die, wie mir scheint, auch von den beiden oben genannten verdienstvollen Autoren sachlich geteilt wird, scheinen mir alte Gruppenbezeichnungen wie *Theropoda* Marsh nicht mehr anwendbar, denn sie haben ihre innere Berechtigung verloren. Denn die Formenkreise der Pachypodosaurier einerseits und der Theropoden andererseits lassen sich auf keine Weise mehr zur Deckung bringen. Marshs Theropoden umfassen die Coelurosaurier und den carnivoren Zweig sowie die älteren Formen des herbivoren Zweiges der Pachypodosaurier. Meine Pachypodosaurier umfassen den größten Teil von Marshs Theropoden, dazu aber auch die ganzen Sauropoden. Wenn also meine Einteilung in Coelurosaurier und Pachypodosaurier angenommen wird, bleibt für die Theropoden kein Platz mehr. Den gleichen Namen aber neuerdings für eine ganz andere Gruppe zu brauchen, entspricht nicht den üblichen Regeln der Nomenklatur, weil dadurch zu leicht Mißverständnisse entstehen. Was die beiden genannten Autoren als zweite Unterordnung Pachypodosauria und dritte Unterordnung Theropoda bezeichnen, sind einerseits die triassischen und andererseits die jurassischen und kretacischen Vertreter einer und derselben eng zusammengehörigen Entwicklungsgruppe, nach meinem persönlichen Gefühl gehören sie nicht in verschiedene Unterordnungen. Und

unglücklicherweise haben die beiden Autoren diesen beiden eben bezeichneten Unterordnungen die Namen gegeben, die sich — wie ich eben dargelegt habe — gegenseitig ausschließen. Ich würde es also für das Richtigste halten, bei systematischen Zusammenstellungen die Familien der carnivoren Pachypodosaurier einfach aneinander zu reihen, da sie auch natürlich zusammengehören, von der Trias bis zur oberen Kreide. Sollte die rein formelle Systematik darin eine Unzulänglichkeit sehen, so müßte man die carnivoren Pachypodosaurier gegenüber den omni- und herbivoren eben mit dieser Bezeichnung oder der Einfachheit wegen etwa als Carnosauria zusammenfassen, doch möchte ich zögern, wieder einen neuen Namen einzuführen, da die genannte sachliche Bezeichnung besser ist und genügen dürfte. Auch für den anderen Zweig dürfte die sachliche Bezeichnung als omnivore Pachypodosaurier genügen, sollte das nicht allgemeine Ansicht sein, so müßte man die dahin gehörigen Formen als Prosauropoda und Sauropoda bezeichnen, zu ersteren wahrscheinlich auch Anchisaurus und der mitteljurassische Poikilepleuron gerechnet werden, letzterer als blinder Seitenzweig.

Es liegt ja immer eine gewisse Schwierigkeit darin, im Schema des Systems ein nicht allzusehr verzerrtes Spiegelbild, gewissermaßen eine Projektion der stammesgeschichtlichen Forschungsergebnisse und Vorstellungen zu geben. Aber gerade dies bemüht sich die moderne Systematik zu tun. Die obigen Darlegungen entsprechen eben gerade dieser Absicht und werden ihr — wie mir vorkommt — besser gerecht als dies in der Matthewschen resp. Abelschen Klassifikation in diesem Punkte zum Ausdruck gebracht ist.

Noch auf eine andere ähnliche Sache möchte ich kurz eingehen, die sich auf Abels Stämme der Wirbeltiere bezieht. Als 13. und 14. Ordnung nennt er die Parasuchia und die Pseudosuchia. Zu ersteren werden die Pelycosimia und die Phytosauridae gerechnet. Diese beiden so extrem aber verschieden-sinnig spezialisierten Familien in einer und derselben Gruppe zusammenzufassen, scheint mir recht gewagt. Denn keine von beiden Gruppen ist genetisch auf die andere zurückzuführen; zwar kommen sie wohl beide von einem gemeinsamen Stamm, den Pseudosuchiern her, aber sie entwickeln sich nach extrem verschiedenen Richtungen; beide sind nach jetziger Kenntnis blinde Seitenzweige der Pseudosuchier. So würde ich es für richtiger halten, eine nicht unter sich zusammenzufassen und den Pseudosuchiern als Einheit gegenüberzustellen. Andererseits aber sind die Pseudosuchia, die Pelycosimia und die Parasuchia durch gemeinsame morphologische Merkmale, z. B. im Brust-Schultergürtel und im Becken, auch im Schädel gegenüber anderen verwandten Gruppen ausgezeichnet und sollten daher auch durch systematische Wertung und systematischen Ausdruck ihnen gegenübergestellt werden. Sachlich glaube ich es in den Beiträgen zur Geschichte der Archosaurier getan zu haben und Broom und Watson haben in richtigem Gefühl den gordischen Knoten kurzerhand durchgehauen und ohne irgendwelche formelle Bedenken die alte Owensche Bezeichnung Thecodontia auf diesen Formen-

kreis angewendet. Sachlich ist dagegen gar nichts einzuwenden, aber leider ist die Benützung dieses alten guten Namens nicht ganz ohne formelle Bedenken, da Owen als typische Vertreter des von ihm umgrenzten Formenkreises folgende Gattungen nennt: *Protorosaurus*, *Stagonolepis*, namentlich aber *Thecodontosaurus*, *Palaeosaurus*, *Cladyodon*, *Belodon* und *Bathygnathus*; er hält auch ganz richtig diese Gruppe für den „forrunner“ seiner *Dinosauria*. Wenn man also die Owensche Bezeichnung *Thecodontia* übernimmt, so muß man sich darüber hinwegsetzen, daß *Thecodontosaurus*, *Palaeosaurus* und *Cladyodon* mit als typische *Thecodontia* genannt sind, während wir jetzt wissen, daß sie *Saurischia* sind und *Bathygnathus* ist ein *Pelycosaurier*. Aber da es sachlich so durchaus richtig ist, dürfe es wohl am richtigsten sein, sich über die formellen Bedenken hinwegzusetzen und einfach Broom und Watson folgend die Ordnung *Thecodontia* (Owen) wiederherzustellen. Wie ich früher dargetan zu haben glaube, sind die *Protorosaurier* die direkten Vorläufer der *Pseudosuchier* und sollten mit Owen wohl auch in diese Ordnung gerechnet werden. Dann hätte man die Ordnung *Thecodontia* in 4 Unterordnungen zu teilen: *Protorosauria*, *Pseudosuchia*, *Pelycosimia* und *Parasuchia*.

Darin möchte ich mit Jaekel grundsätzlich übereinstimmen; daß in unserer gewöhnlichen Klassifikation zu wenige Abstufungen sind, um eine einigermaßen richtige Projektion unserer stammesgeschichtlichen Vorstellungen zu geben. Darum wäre es gut, zwischen Ordnung und Klasse noch Überordnungen oder Unterklassen in der Systematik zu benützen. So sollten beispielsweise die *Thecodontia* mit ihren Deszendenten (*Crocodilia*, *Saurischia*, *Ornithischia*, *Aves* und *Pterosauria*) als Überordnung *Archosauria* (Cope) den anderen Reptilien gegenübergestellt werden. Jaekels Gruppe *Paratheria* ist in ihrer Abgrenzung ebenfalls einem sehr richtigen Gefühl entsprungen, obwohl die *Testudinata* sicher nicht dazu gehören. Diese Gruppe ist auch in ihrer Wertung zwischen Ordnungen und Klassen zu stellen. Es ist diejenige Reptilgruppe, die von den *Cotylosauriern* zu den primitivsten Säugetieren überleitet und viele kürzere Nebenäste hat. In ähnlicher Weise müßten noch eine Anzahl Überordnungen unter den Reptilien zu schaffen sein. Häufig ist es auch sehr unbequem, daß zwischen Unterordnung und Familie keine weitere Wertungsklasse üblich ist. Das macht sich beispielsweise bemerkbar im klassifikatorischen Ausdruck des natürlichen Systems der *Saurischia*; man denke nur an die Auffassung der *Coelurosaurier* und *Pachypodosaurier* und an die Wertung der *Sauropoden* innerhalb der letzteren.

Es scheint mir, zugleich mit den Fortschritten der stammesgeschichtlichen Forschungen sollte auch die Ausdrucksmöglichkeit im klassifikatorischen Schema zunehmen und gegeben sein. Darum dürfte es jetzt an der Zeit sein, den hier zuletzt stattgegebenen Gedanken grundsätzlich aufzunehmen und in eine passende Form gebracht auszuführen.

Tübingen, 29. Dezember 1919.

Referate.

Haecker, V. Die Erbllichkeit im Mannesstamm und der vaterrechtliche Familienbegriff. Biologische Grenz- und Tagesfragen, Heft I. Jena, Gustav Fischer, 1917, 32 S.

Der landläufige, auf der Grundlage des Vaterrechts entstandene Familienbegriff führt im Volk seit altersher häufig zu der Vorstellung, daß die Namensträger einer Familie sich auch in bezug auf ihren Erbanlagenbestand besonders nahe ständen, und daß vor allem zwischen Vater und Sohn ein besonders inniges Verwandtschaftsverhältnis bestünde. Gegen diesen Volksglauben wendet sich Verf. in vorstehender kleiner Abhandlung, die allgemeinverständlich und unterhaltend geschrieben ist und sich in ihrer Beweisführung hauptsächlich auf genealogisches Material aus Fürstenhäusern (Wettiner, Habsburger u. a.) und aus bürgerlichen Familien stützt. Auch die Schopenhauersche Theorie, nach der die Söhne ihre Intelligenzanlagen vornehmlich von der Mutter erben sollen, wird an Hand genealogischer Daten aus den Familien Cassini, Bernoulli, Bach u. a. zurückgewiesen. Nach Verf. sind die Mendelschen Erbanlagen stets über männliche und weibliche Nachkommen gleich verteilt. Auch die Hämophilie und die Rotgrünblindheit sollen von dieser Regel nur eine scheinbare Ausnahme machen: bei ihnen sei nur das Manifestwerden der Anlagen in der Regel an das männliche Geschlecht gebunden. Mit dieser Ansicht des Verf.s stimmt aber die Tatsache nicht überein, daß sich die genannten Leiden nie vom Vater auf den Sohn vererben. Siemens.

Goldschmidt, Rich. On a Case of facultative Parthenogenesis in the Gypsy-Moth *Lymantria dispar* L. with a Discussion of the Relation of Parthenogenesis to Sex. Biol. Bulletin, Vol. XXXII, Nr. 1, 1917, S. 35—43.

Nach langen vergeblichen Versuchen erhielt G. vom Schwammspinner *Lymantria dispar* L., der normalerweise zweigeschlechtlich sich vermehrt, ein parthenogenetisches Gelege von einem Weibchen, das einer Kreuzung *dispar* × *japonica* entstammte. Im Gegensatz zu den meisten Angaben über fakultative Parthenogenese bei Schmetterlingen kann diese Angabe nicht bezweifelt werden. Drei Fragen interessieren nun in erster Linie:

1. Hat eine Reduktionsteilung stattgefunden oder nicht?
2. Hat eine Spaltung der Rassenmerkmale stattgefunden oder nicht?
3. Welches Geschlecht besitzen die parthenogenetischen Tiere?

Die erste und zweite Frage konnte nicht entschieden werden, denn über die Chromosomenverhältnisse ließ sich nur feststellen, daß Spermatogonien und Oogonien die diploide Chromosomenzahl besitzen. Man möchte

daraus schließen, daß keine Reduktion stattgefunden hat. Doch könnte ebenso gut nach der Reduktion eine Chromosomenregulation eingetreten sein, z. B. durch Spaltung der Chromosomen aus der haploiden Zahl die diploide entstanden sein. — Für die zweite Frage lag der Fall zu ungünstig; die dritte ist eindeutig entschieden. Von 22 geschlüpften Raupen entstanden sieben Weibchen und zwölf Männchen. Bei drei Tieren war das Geschlecht nicht bestimmbar. (Das gleiche Resultat erhielt Meixner, Gratz 1917 aus einem parthenogenetischen Gelege eines anderen Schmetterlings. R.)

Die diploide Chromosomenzahl anderer parthenogenetischer Tiere wird auf folgenden Wegen zustande gebracht:

1. Dadurch, daß die Reduktionsteilung ausfällt (z. B. bei Aphiden).
2. Reduktion findet statt, aber der weibliche Vorkern verschmilzt mit einem Richtungskörper (z. B. *Artemia*).
3. Beide Reifeteilungen sind vorhanden, aber die Chromosomenkonjugation fällt aus (z. B. bei *Nematus*, Doncaster 1906, *Rhodites*, Schleip 1909). Dazu läßt sich noch folgende Möglichkeit ausdenken:
4. Die Reifeteilungen verlaufen normal, die diploide Chromosomenzahl wird durch eine rudimentäre Teilung hergestellt.

Eine befriedigende Klärung der Beziehungen zwischen Parthenogenese und Geschlecht liefern die folgenden neuen Vorstellungen über Geschlechtsvererbung:

1. Das Geschlecht wird bestimmt durch Geschlechtstaktoren, jedes Geschlecht besitzt beide Sorten von Geschlechtstaktoren.
2. Jeder Faktor wirkt quantitativ.
3. Das definitive Geschlecht hängt davon ab, welcher Faktor größer ist in seiner Potenz:

$$F - M > e = \text{♀}; M - F > e = \text{♂}.$$

4. Einer der Geschlechtstaktoren liegt im Geschlechtschromosom; bei weiblicher Heterozygotie ist es der Faktor M, bei männlicher der Faktor F.

5. Der andere Faktor wird rein mütterlich vererbt, vermutlich plasmatisch, bei weiblicher Heterozygotie ist es der Faktor F, bei männlicher der Faktor M; es sind die Faktoren in Klammern in den folgenden Formeln.

Bei weiblicher Heterozygotie haben wir die Formel:

$$(FF) Mm = \text{♀}; (FF) MM = \text{♂}.$$

Bei männlicher Heterozygotie:

$$(MM) Ff = \text{♂}; (MM) FF = \text{♀}.$$

Daraus ergeben sich nun folgende Möglichkeiten:

I. Weibliche Heterozygotie:

- A) Parthenogenese mit Reduktion muß lauter Weibchen liefern, da MM nicht erzeugt wird.
- B) Parthenogenese ohne Reduktion muß lauter Weibchen liefern, da die mütterliche Kombination der Faktoren erhalten bleibt.
- C) Parthenogenese mit Reduktion und nachträglicher Wiederherstellung der diploiden Chromosomenzahl durch
 - a) Verschmelzung des weiblichen Vorkerns mit dem Richtungskörper liefert lauter Weibchen, da die mütterliche Faktorenkombination erhalten bleibt.
 - b) Rudimentärteilung vor der Furchung liefert Männchen und Weibchen, denn durch die Reduktion entstehen Eier mit M und Eier mit m; bei der Verdoppelung entsteht

$$(FF) MM = \text{♂} \text{ und } (FF) mm = \text{♀},$$
 falls Tiere mit der letzten Formel lebensfähig sind.

II. Männliche Heterozygotie:

- A) Parthenogenese mit Reduktion muß lauter Männchen liefern (MM) F. Bei „non disjunction“ (Bridges) der F-Faktoren ausnahmsweise (MM) FF = Weibchen.
- B) Parthenogenese ohne Reduktion liefert lauter Weibchen, denn die weibliche Faktorenkombination bleibt erhalten (MM) FF. Würde ein x-Chromosom ausgestoßen, so könnten Männchen entstehen (MM) Ff.
- C) Parthenogenese mit Reduktion und nachträglicher Wiederherstellung der diploiden Chromosomenzahl durch
 - a) Verschmelzung des weiblichen Vorkerns mit dem Richtungskörper liefert lauter Weibchen.
 - b) Rudimentäre Teilung liefert lauter Weibchen. Nur bei non-disjunction könnten ausnahmsweise Männchen auftreten (MM) ff.

In dieses Schema können die bis jetzt zytologisch untersuchten Fälle von Parthenogenese eingeordnet werden. Es würde z. B. gehören:

Die Honigbiene zum Fall II A [σ^7 = (MM) F],

„ Aphiden „ „ II B [\varnothing = (MM) FF]

„ Lepidopteren wahrscheinlich zum Fall I C b oder I C b, kombiniert mit I B oder I C a bei fakultativer Parthenogenese. Die Nematoden (Krüger) zum Fall II B [\varnothing = (MM) FF].

Leider liegen uns heute über diese Frage nur noch wenige eindeutige Beobachtungen vor.

J. Seiler, Berlin-Dahlem.

Goldschmidt, Rich. Crossing over ohne Chiasmotypie? Genetics II. S. 82 bis 95, 1917.

„Es ist wohl nicht zu viel gesagt“, schreibt G., „wenn man behauptet, daß Morgans und seiner Mitarbeiter Untersuchungen an *Drosophila* die wichtigste Bereicherung der Vererbungslehre in den letzten Jahren darstellt“. Morgans Ergebnisse sind kurz folgende: *Drosophila ampelophila* besitzt 4 Paare von Chromosomen und dem entsprechend zeigte sich, daß sämtliche Merkmalspaare, die auf ihre Vererbung untersucht wurden (über 100 Mutationen!) in 4 Gruppen gekoppelter Erbfaktoren zerfallen. Jedes Chromosomenpaar enthält eine Gruppe von Merkmalspaaren. Sämtliche Merkmale innerhalb eines Chromosoms werden natürlich gemeinsam vererbt, sie sind gekoppelt. Nun ist diese Koppelung aber keine absolute. Innerhalb eines Chromosomenpaares können gewisse Merkmale sich austauschen (= crossover), und zwar zeigte sich, daß die Zahl der Fälle des Austausches unter gleichen Bedingungen immer gleich war. „Der auffallendste und imposanteste Schluß aus Morgans Arbeiten ist natürlich der, daß er aus den Zahlenverhältnissen der „crossover“-Klassen in den Zuchten auf die relative Lage der körperlichen Äquivalente der Erbfaktoren im Chromosom schließen kann. Und dieser Schluß wieder basiert auf der Annahme, daß der in seinen Zahlenverhältnissen typische Austausch zwischen den homologen Chromosomen durch den Austausch von Chromosomensegmenten im Gefolge einer Chiasmotypie gegeben wird“. Die Chiasmotypie, die in der Synapsis sich vollziehen soll, ist zytologisch kaum durch Tatsachen zu belegen. Trotzdem könnte Morgans Gedanke, daß in den unbekannten, quantitativ bestimmten Kräften des Austausches eine entsprechende Entfernung der Faktoren im Chromosom zu sehen ist, verfolgt werden. Nun ist aber doch klar, „daß man jede Proportion geometrisch als Entfernung auf einer Geraden darstellen kann. Wenn diese Darstellung also im ge-

gebenen Fall stets mit den Tatsachen übereinstimmt, so beweist das nicht etwa, daß nun wirklich Entfernungen auf einer Geraden hinter der Erscheinung als Ursache stehen, sondern es beweist nur, daß irgendwelche Kräfte im Spiele sind, deren relativer Effekt als Entfernungen auf einer Geraden dargestellt werden können“.

Die ganze Erscheinung der Crossing over ist nichts als eine logische Konsequenz der Individualitätshypothese. Da während jeder Kernruhe die Chromosomen aufgelöst werden und vor der nächsten Teilung die einzelnen Teile des Chromosoms sich wieder sammeln zur alten Chromosomen-Individualität, so müssen spezifische und typische Kräfte im Spiele sein, die jedem Partikelchen immer wieder denselben Platz im Chromosom anweisen. Haben wir nun ein Bastardchromosomenpaar, z. B.

A A

B b, so verlassen wir den Boden der selbstverständlichen Voraussetzungen C C

der Chromosomenlehre nicht, wenn wir annehmen, daß die Kraft x , die B einstellt, sich unterscheidet von der Kraft x_1 , die b einstellt. Sind diese beiden Kräfte x und x_1 quantitativ verschieden, so ist ein Austausch nicht möglich, die Faktoren B und b sind vollständig gekoppelt an den Rest der Faktoren eines jeden Chromosoms. Sind die Kräfte sich aber so ähnlich, daß ein freier Austausch möglich ist, so verhalten sich die beiden Faktoren B und b so, als ob sie in einem besonderen Chromosom lägen, sie ergeben eine reine Merdelspaltung. Sind die Kräfte x und x_1 endlich variabel und stellen wir sie dar durch Kurven, so kann nur ein Austausch stattfinden, wenn die Kurven sich überschneiden. Es sind somit keine weiteren Hypothesen zur Erklärung des Austausches von Faktoren notwendig.

Besteht eine Möglichkeit, diese unbekannten Kräfte zu erkennen? Es ist wahrscheinlich, daß chemisch das Chromatin mit der Erbsubstanz gar nicht identisch ist. Diese ist vielleicht ein Enzym und das Chromatin hätte die Aufgabe, die Vererbungsenzyme zu adsorbieren. „Sollten nicht vielleicht hinter den Variablen und Konstanten des Crossing over die Variablen und Konstanten der Adsorptionsgesetze stecken?“

Bridges, Jennings und Sturtevant haben auf diese Ausführungen erwidert; leider sind die Entgegnungen mir nicht zugänglich. — Über die *Drosophila*-Arbeiten vergl. das Sammelreferat von Nachtsheim, Bd. XX, 2. S. 118—156.

J. Seiler.

Th. Boveri. Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partieller-merogonischer Seeigelbastarde. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 44, 1918.

Aus dem Nachlaß von Boveri veröffentlichte Marcella Boveri die hier zu besprechende noch unvollendete Arbeit. Sie führte hiermit einen ausdrücklichen Wunsch des Verstorbenen aus, da „das darzustellende Tatsachenmaterial in dem Niedergeschriebenen vollständig enthalten sei, und er mit den mitgeteilten Resultaten einen alten, von ihm in die Wissenschaft eingeführten Irrtum zu berichtigen hoffte“.

Die Arbeit befaßt sich hauptsächlich mit den Resultaten von Merogonieversuchen aus den Jahren 1911/12 und 1914. Der Verfasser hoffte, durch das Befruchten von kernlosen Eifragmenten von Seeigeleiern mit artfremdem Sperma die Frage nach der Rolle von Protoplasma und Kern bei der Ver-

erbung entscheiden zu können. Alte Versuche aus dem Jahre 86 hatten zwar Anhaltspunkte zur Beantwortung des Problems gegeben, konnten aber nach den Versuchen von Seeliger, Morgan, Vernon nicht mehr als entscheidend angesehen werden. — Kernlose Eifragmente wurden nach folgender Methode erhalten: Eier, deren Kern durch Zentrifugieren an die Oberfläche des Eies gerückt war, wurden durch kräftiges Schütteln fragmentiert. Es wurden dann entweder kernlose Eifragmente unter dem Mikroskop herausgesucht, isoliert befruchtet und aufgezogen, oder es wurde das gesamte geschüttelte Material befruchtet, und aus den sich entwickelnden Larven die halbkernigen herausgesucht. Es spielen demnach bei der Beurteilung der Frage, ob eine Larve „merogon“ ist, zwei Kriterien eine Rolle: Erstens, Aufzucht aus einem bekannten, für kernlos gehaltenen Eifragment, zweitens, Bestimmung der Kerngröße durch Messungen. Dieses zweite Merkmal einer merogonen Larve hält der Verfasser für durchaus zuverlässig, hingegen weist er darauf hin, daß bei der Beurteilung, ob ein Eifragment wirklich kernlos ist, sehr leicht Beobachtungsfehler unterlaufen können, die nicht nur den Verfasser in früheren Arbeiten, sondern auch andere Autoren wiederholt zu irrtümlichen Schlüssen veranlaßt haben.

Auf eine dieser Fehlerquellen wurde der Verfasser zuerst 1914 an Eiern eines *Echinocardium*-Weibchen aufmerksam. Durch die Schüttelprozedur wurden bei einem hohen Prozentsatz der Eier die Kerne unsichtbar. Sie verlieren die Membran und den Kernsaft, die geformten Bestandteile liegen dicht beisammen, und entziehen sich in diesem „chromidialen“ Zustand am lebenden Objekt der Beobachtung. In jedem Eimaterial reagiert eine meist sehr geringe Anzahl von Eiern in der eben beschriebenen Weise auf das Schütteln, es können mithin viele, früher als „kernlos“ isolierte Eifragmente dennoch mütterliches Chromatin besessen haben.

Es wird noch eine zweite Erscheinung namhaft gemacht, die bei Merogonie-Versuchen ebenfalls zu Täuschungen führen kann. — Bisweilen bilden die Chromosomen nach der Bildung des zweiten Richtungkörpers nicht einen einheitlichen weiblichen Vorkern, sondern zwei oder mehrere Partialkerne, die regellos im Ei zerstreut liegen. Wenn man solche Eier fragmentiert, kann man leicht Bruchstücke mit ein oder zwei Partialkernen erhalten, die, namentlich in dem trüben *Sphaerechinus*-Plasma leicht zu übersehen sind. So kann man auch hier wieder Bruchstücke für kernlos halten, die in Wirklichkeit noch mütterliches Chromatin besitzen.

Die Nichtbeachtung dieser zwei Fehlerquellen haben den Verfasser namentlich bei der Kombination *Sphaerechinus* Eier \times *Paracentrotus* und *Paracentrotus* Sperma vorübergehend zu falschen Schlußfolgerungen geführt. — Desgleichen scheinen die Versuche von Godlewski über die Befruchtung von Eifragmenten von *Parechinus microtuberculatus* mit *Antedon rosacea* Sperma falsch interpretiert worden zu sein. Aller Wahrscheinlichkeit nach stammen die beiden, rein mütterlichen Charakter zeigenden Larven Godlewskis von kernhaltigen Eibruchstücken ab und es wird mithin der Beweis hinfällig, den Godlewski für die vererbende Eigenschaft des mütterlichen Protoplasma geführt zu haben glaubte.

Nach den kritischen Vorbemerkungen über die zu beobachtenden Kautelen wendet sich der Verfasser zur Besprechung seiner neueren Merogonie-Versuche. — Eine der am leichtesten gelingenden Kreuzung auch bei merogoner Befruchtung ist die zwischen *Parechinus* ♀ und *Paracentrotus* ♂. Es entstehen aus kernlosen Eibruchstücken Zwergplutei, deren Kerngröße und Zellenzahl zweifellos den merogonen Ursprung beweist. Sie sind etwas kürzer

und plumper als wie Plutei aus kernhaltigen Fragmenten, was auf eine, freilich nur geringe Schädigung durch die zwischen Spermachromatin und Eiplasma bestehende Fremdartigkeit schließen läßt. Die Schädigung ist aber sehr gering und es scheint daher bewiesen, daß „ein Spermatozoon auch mit kernlosem Eiplasma einer anderen Spezies ein normales Produkt liefern kann“.

Es wurden ferner die Eier von *Sphaerechinus* fragmentiert und mit Samen von *Paracentrotus* sowie *Parechinus* befruchtet. Kernlose befruchtete Eistücke entwickeln sich zunächst ebensogut wie kernhaltige, bleiben dann aber während der Gastrulation stehen. Das Skelett besteht günstigsten Falls aus zwei winzigen Dreistrahlern.

Eine Ergänzung der eben besprochenen Resultate bilden Versuche über „partielle Merogonie“. Hierbei versteht der Verfasser die Entwicklung eines Keimes, in dem bloß in einem Teil ausschließlich Abkömmlinge eines Spermakerns enthalten sind, der andere Teil hingegen den typischen diploiden Kernbestand aufweist. Derartige Keime erhält man bei dispermer Befruchtung wenn nur der eine Spermakern mit dem Eikern verschmilzt, der andere selbständig bleibt (Doppelspindel-Typus). — Solche dispermen Eier wurden erhalten und beobachtet bei den Kreuzungen *Parechinus* ♀ × *Paracentrotus* ♂ und zweitens bei *Sphaerechinus* ♀ × *Parechinus* ♂. Bei dieser zweiten Kombination entstehen nicht, wie man erwarten könnte, Larven, die in der diploiden Hälfte wohlentwickelte Bastarde, in der haploiden verkümmerte Gebilde sind. Sie sind vielmehr „in ihrer diploiden Hälfte schlechter in ihrer haploiden Hälfte besser entwickelt, als es der Potenz der beiden Hälften, wenn sie sich selbständig entwickeln würden, entspricht“. Diese Erscheinung wird von dem Verfasser auf das Verhalten des primären Mesenchyms zurückgeführt.

Aus den Bastardierungsversuchen verbunden mit totaler oder partieller Merogonie geht hervor, daß übereinstimmend mit der jetzigen systematischen Einteilung die Verwandtschaft zwischen *Parechinus microtuberculatus* und *Paracentrotus lividus* eine sehr nahe ist, da der Kern der einen Art für denjenigen der andern eintreten kann. Dagegen vermögen die Kerne von *Parechinus* oder *Paracentrotus* im *Sphaerechinus* Plasma die Entwicklung nicht über das Stadium der beginnenden Gastrulation zu führen.

Für die Beziehungen von Plasma und Kern ergibt sich, „daß in der Entwicklung zwei in bezug auf die Mitwirkung des Kerns wesentlich verschiedene Perioden zu unterscheiden sind“. In der ersten ist die Konstitution des Eiplasmas maßgebend, in der zweiten kommen die Chromosomen durch ihre spezifischen Eigenschaften zur Geltung. Das Ei kann also anscheinend seine erste Entwicklung mit einem beliebigen Chromatinbestand ausführen. Heterogene Chromosome einer anderen Familie, ja sogar Tierklasse (Godlewski) oder eine beliebige Anzahl von Chromosomen (disperme Eier) genügen den Bedürfnissen des Keimes bis etwa zum Beginn der Gastrulation. Von dann ab erst braucht das Eiplasma einen Chromosomenbestand von bestimmter Qualität, freilich ebenso „auch das Chromatin ein zu seinen Eigenschaften richtig abgestimmtes Protoplasma“. Es kommt somit dem Protoplasma eine viel spezialisiertere Bedeutung bei der Vererbung zu, wenn man unter Vererbung alle Bedingungen versteht, die zur Ausbildung der Eigenschaften des neuen Individuums nötig sind. Hingegen haben wir in der Kernsubstanz diejenige Substanz zu sehen, die die väterlichen, resp. mütterlichen Eigenschaften überträgt, also, kurz gesagt, die Vererbungssubstanz.

P. Hertwig.

Hertwig, G. Kreuzungsversuche an Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Abt. II, Bd. 91, 1918.

Während Kreuzungsexperimente bei fast allen Tierklassen zum Studium der Vererbungs-faktoren in den letzten Jahren ausgeführt wurden, sind Bastardierungsversuche bei Amphibien seit den Untersuchungen von Pflüger und Born vernachlässigt worden. Ein wie dankbares, noch reiche Ausbeute verheißendes Gebiet hier noch zu bearbeiten ist, zeigt die vorliegende Arbeit von G. Hertwig.

Ich stelle die von dem Verfasser ausgeführten Kreuzungen in Tabellenform zusammen:

Nr.	Kreuzung	Furchung	Entwicklungsergebnis
A	<i>Rana fusca</i> ♀ × <i>Hyla arb.</i> ♂ <i>Rana fusca</i> ♀ × <i>Pelobates fusc.</i> ♂	Kein Ei Bei 50 %, verzögert, unregelmäßig	— Einige wenige Morulae und junge Blastulae
B	<i>Pelobates fusc.</i> ♀ × <i>Rana fusca</i> ♂	Kein Ei	—
C ¹	<i>Bufo com.</i> ♀ × <i>Bufo vir.</i> ♂	Normal	Normale Bastardlarven
C ²	<i>Bufo com.</i> ♀ × <i>Hyla</i> ♂	Viele Eier normal	Haploide Zwerglarven, 3 diploide normale Bufolarven
C ³	<i>Bufo com.</i> ♀ × <i>Pelobates fusc.</i> ♂	Wenige Eier normal, meistens barock	Einige haploide Zwerglarven, 7 diploide normale Bufolarven
C ⁴	<i>Bufo com.</i> ♀ × <i>Triton</i> ♂	Eindellungen, barocke Eier	Einige grobgefurchte Morulae
D ¹	<i>Bufo vir.</i> ♀ × <i>Bufo com.</i> ♂	Normal	Sterben als junge Embryonen ab, Rückenfurche bleibt oft un- geschlossen
D ²	<i>Bufo vir.</i> ♀ × <i>Hyla arb.</i> ♂	Normal	Haploide Zwerglarven
D ³	<i>Bufo vir.</i> ♀ × <i>Hyla</i> <i>arb.</i> ♂, dessen Sperma 1/4 Stunde mit Radium bestrahlt ist	Normal	Haploide Zwerglarven, 7 normale diploide Bufolarven
D ⁴	<i>Bufo vir.</i> ♀ × <i>Pelobates fusc.</i> ♂	Einkerbungen und Falten, wenige Eier annähernd normal	Absterben als Morulae
E ¹	<i>Rana esc.</i> ♀ × <i>Bufo vir.</i> ♂	Etwa 15 % normal, z. T. gleichzeitig mit Co., z. T. verspätet	Die früh geteilten Eier ergeben haploide Zwerglarven, die ver- spätet geteilten normale, di- ploide <i>Rana esc.</i> -Larven
E ²	<i>Rana esc.</i> ♀ × <i>Pelobatis fusc.</i> ♂	Nur einige Falten und Einkerbungen	—

Der Verfasser bespricht im allgemeinen Teil zuerst die Ursachen der bei Bastardierungen so häufigen unregelmäßigen Furchungen und macht dafür drei Momente verantwortlich: 1. infolge der artfremden Besamung leicht ein-

tretende polysperme Befruchtung, 2. abnorme Kürze der ersten Furchungsspindel in den Fällen, wo das Eichromatin allein an der Entwicklung beteiligt ist, der artfremde Spermakern nur als Entwicklungserreger funktioniert hat, 3. falsche Orientierung der Spindel, 4. Monasterbildung.

Während der erste Abschnitt sich nur mit der entwicklungserregenden Funktion der Samenfäden beschäftigt, wird im weiteren die Frage nach der Natur der Bastardembryonen behandelt und damit die Frage nach der Übertragung der väterlichen Eigenschaften auf den Bastard durch die männlichen Keimzellen. — Die bei der Bastardierung entstehenden Produkte lassen sich deutlich in 2 Gruppen unterscheiden, in wahre und falsche Bastarde. Bei den einen kommt es zur Verschmelzung der beiden artfremden Kerne, bei der zweiten ist die idioplasmatische Differenz zwischen Ei und Samenkern so groß, daß der Samenfaden nur als Entwicklungserreger in das Ei eindringt aber nicht an der Bildung der ersten Furchungsspindel teilnimmt. Der sich entwickelnde Embryo besitzt nur mütterliches Chromatin und ist in der Regel haploid-parthenogenetisch. Mit welcher Art von Bastarden, ob mit wahren oder falschen, wir es zu tun haben, darüber geben uns drei Untersuchungsmethoden Aufschluß, 1. die zytologische Untersuchung der Befruchtungsvorgänge die bei Amphibien sehr mühsam ist, und daher von dem Verfasser bisher nicht in Angriff genommen wurde, 2. Kernmessungen, um die haploide oder diploide Natur der Larven festzustellen, und 3. Radiumexperimente, wie es z. B. bei *D^{2a}* angewendet wurde. Da der Spermakern von *Hyla arb.* im *Bufo*-Ei sich nicht an der Entwicklung beteiligt, bewirkt seine Schädigung durch kurze Bestrahlung mit Radium keine Abänderung des Entwicklungsverlaufes.

Mit Hilfe dieser Kriterien wird festgestellt, daß bis jetzt nur zwei lebensfähige echte Bastarde bei Anuren bekannt sind, nämlich *Rana arb.* ♀ × *Rana fusca* ♂ und *Bufo com.* ♀ × *Bufo vir.* ♂ (*C¹*). — Die reziproke Kreuzung der beiden Krötenarten liefert ebenfalls echte diploide Bastarde, die aber bereits als junge schwer mißbildete und verkrüppelte Embryonen am 12. Entwicklungstage abstarben. Es liegt hier ein bemerkenswerter Fall fehlender Reziprozität vor, den der Verfasser durch qualitative Unterschiede in den Dottersubstanzen beider Krötenarten zu erklären glaubt. — Wahre Bastarde, die aber infolge der idioplasmatischen Differenz ihre Entwicklung nicht über das Blastula- oder Gastrulastadium hinauszuführen vermögen, sind die Kreuzungsprodukte von *Bufo com.* ♀ × *Rana fusca* ♂, *Bufo vir.* ♀ × *Rana fusc.* ♂ (*D³*), *Rana esc.* ♀ × *Rana fusca* ♂, *Rana esc.* ♀ × *Rana arb.* ♂, *Rana fusc.* ♀ × *Pelobates fusc.* ♂ (*A*) und *Bufo vir.* ♀ × *Pelobates fusc.* ♂ (*D⁴*).

Alle übrigen noch nicht erwähnten Kreuzungsexperimente liefern Larven, die einen weit größeren Differenzierungsgrad und ein viel höheres Alter erreichen. Alle diese Larven sind falsche Bastarde, da ihre Kerne, wie der Verfasser nachweist, nur mütterliches Chromatin enthalten (*C²*, *C³*, *D²*, *D³* und *E¹*). — Wenn wir das Entwicklungsergebnis dieser Kreuzungen in unserer Tabelle betrachten, dann fällt auf, daß häufig zwei verschiedene Typen von Larven auftreten. Es sind stets in größerer Anzahl Zwerglarven vorhanden, die haploide Kerne besitzen und, da stets etwas pathologisch, kein hohes Alter erreichen. Außerdem finden wir wiederholt, wenn auch meistens nur in geringer Zahl, normale diploide Larven, die aber, da sie nur mütterliche Charaktere aufweisen, fraglos ebenfalls Pseudobastarde sind, bei deren Entstehung also eine Regulation der Chromosomenzahl stattgefunden haben muß. — Bei der Kreuzung *Rana esc.* ♀ × *Bufo vir.* ♂ kann man bereits an der Teilungsgeschwindigkeit die Eier erkennen, die sich zu normalen Larven ent-

wickeln werden. Während ein Teil der Eier sich gleichzeitig mit den Kontrollen furcht, beginnen andere mit der Furchung fast genau um einen Teilungsschritt verspätet, und zwar diejenigen, die ihren Chromosomenstand verdoppeln, also diploide Larven liefern. Aus dieser Verspätung, sowie aus einigen anderen Merkmalen (Abschnürung kernloser Eipartien) schließt der Verfasser auf Monasterbildung in den betreffenden Eiern, die die Chromosomenverdoppelung herbeiführt.

Interessant ist es, daß die haploid parthenogenetischen Zwerglarven und die diploid-parthenogenetischen Larven in dieser und den anderen Zuchten sich in ihrer späteren Entwicklung sehr erheblich unterscheiden, indem die einen erkranken und frühzeitig absterben, die andern sich wie normale Kontrollen entwickeln. Der Verfasser zieht aus seinen Versuchen und den übereinstimmenden anderer Autoren den Schluß, daß haploide Larven bei Amphibien nicht lebensfähig sind, und daß die Ursache der schlechten Entwicklung eben in der um die Hälfte zur Norm verringerten Chromatinsubstanz zu suchen sei.

Zum Schluß macht der Verfasser einen Versuch, die Bastarde nach ihrer Entstehungs- und Entwicklungsweise zu klassifizieren. Er unterscheidet zwei große Gruppen, die wahren Bastarde oder Orthonothi und die falschen Bastarde oder Pseudonothi. Die Orthonothi können entweder normale ausgewachsene Tiere sein, die je nach ihrer Zeugungsfähigkeit von Poll als Tokonothi und Steironothi bezeichnet werden, oder aber stark mißbildete, frühzeitig absterbende Bastardprodukte, für die G. Hertwig den Namen Dysnothi empfiehlt. Die zweite Hauptgruppe, die Pseudonothi, zerfallen ebenfalls in zwei Unterabteilungen, je nachdem sie einen haploiden Kern oder einen diploiden regulierten Kern besitzen. Die ersten zeigen infolge ihrer Haploidkernigkeit Zwergenwuchs, die diploidkernigen unterscheiden sich überhaupt nicht von Tieren der reinen mütterlichen Art.

P. Hertwig.

Renner, O. Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von *Önotherabastarden*. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 37, S. 129—135, 2 Fig., 1919.

Renner, O. Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger *Önotheren*. Zeitschr. f. Botan. Bd. 11, S. 305—380, 39 Fig., 1 Kurventafel, 1919.

Ein unmittelbarer Beweis dafür, daß die vier aus einer Reduktionsteilung hervorgehenden Tetradenzellen qualitativ ungleichartig sind und die durch die Mendelsche Regel geforderte Spaltung ihrer „Eigenschaften“ zeigen, haben wir bisher nur durch Burgeffs und Paschers Untersuchungen für *Phycomyces* und *Chlamydomonas* erhalten. Bei den höheren Organismen treten die charakteristischen „Merkmale“ ja im allgemeinen erst nach der Vereinigung ihrer Haplonten auf, und das Zusammenfallen von Spaltungsregel und heterotyper Teilung kann so nur indirekt erschlossen werden. Nun gibt Verf. uns recht instruktive Beispiele dafür, daß auch gewisse Haplonten von Blütenpflanzen den gleichen augenfälligen Beweis liefern wie die oben genannten Protisten. Es handelt sich dabei um den Pollen von *Önothera*-bastarden.

Einmal lassen sich die „haploiden Biotypen“ hier direkt durch die Form der Pollenkörner unterscheiden. Während typische Homozygoten wie *O. Hookeri* ganz gleichmäßigen Pollen haben, finden sich bei den „heterogam

heterozygoten“ *O. biennis*, *suaveolens*, *muricata*, *Cockerelli* und *strigosa* 3 Klassen vor: keimfähige, die den „aktiven Typus“ repräsentieren, gleich viele keimungsunfähige, zwar mit Inhalt versehene aber meist kleinere vom „inaktiven Typus“, endlich ganz leere, weit kleinere von unbekannter Bedeutung. Im Pollen der „isogamen Heterozygoten“ *O. Lamarekiana* und *O. rubrinervis* gibt es dagegen nur 2 Klassen: große keimfähige Körner mit den beiden „aktiven“ Komplexen und sehr kleine ganz leere. Künstlich hergestellte Heterozygoten verhielten sich entsprechend. So konnte schon aus dem Auftreten der verschiedenen Formen des Pollens ein Rückschluß auf die „Merkmalsspaltung“ gemacht werden. Noch besser ließ sich zuweilen die Gestalt der Stärkekörner benutzen, die sich als Reservestoff im ruhenden Pollen oder den auswachsenden Pollenschläuchen vorfindet. Die „aktiven“ Pollenkörner haben nämlich oft spindelförmige, die „inaktiven“ kugelige Stärke. In Zweifelsfällen konnte so dies „Merkmal“ das oben genannte für die Beurteilung ergänzen. Ganz besonders instruktiv verhielt sich aber der Bastard *O. (Lamarekiana* \times *muricata*) *gracilis*, weil dessen beide Konstituenten „*velans*“ und „*curvans*“ auch im aktiven Zustande sich in den Stärkeformen unterscheiden. *Velans* hat die gewohnte spindelförmige, *curvans* aber stets kugelige Stärke. Soweit sie lebensfähig sind, zerfallen hier die Nachkommen aus den Pollenmutterzellen in genau gleich große Klassen von Pollenkörnern, die sich bereits durch die Stärkeform kurz nach ihrer Bildung deutlich scheiden.

Drittens kommen die Schnelligkeiten in Betracht, mit der die Pollenschläuche auswachsen können. Diese differieren nämlich unter bestimmten Umständen. Bei *O. gracilis* übertrifft z. B. der *velans*-Komplex den von *curvans*, er muß also in der Nachkommenschaft sich auch mehr bemerkbar machen wie der andere Partner. Im Griffel von *O. muricata* dagegen, der „eigenen Art“, war der *curvans*-Pollen dem von *velans* sehr überlegen.

Dieser physiologische Unterschied ist nun oft vorhanden, wo der morphologische, der sich in verschiedener Stärkeform äußert, nicht zu sehen ist. Dazu gehört gleich *O. Lamarekiana* selbst. Bei reichlicher Bestäubung zeigt sich wenigstens, daß der „*velans*“-Komplex weit schneller wächst als der von „*gaudens*“. Die „Zwillinge“, die nach Bestäubung mit solch heterogamem Pollen entstehen, treten somit in recht ungleicher Anzahl auf. Bei spärlicher Bestäubung, bei der *velans* Pollen nicht für alle Eizellen genügend da ist, können auch beide Zwillingsklassen annähernd gleich stark werden.

Die Angaben über die Keimung der Pollenkörner gehören kaum in unser Referat. Erwähnt sei nur die oft sehr charakteristische Verzweigung der Schläuche sowie die Tatsache, daß die optimale Konzentration der Nährflüssigkeit ungefähr der Konzentration in den Zellen des Griffelgewebes entsprach, worauf Ref. gleichfalls für andere Objekte schon hingewiesen hat.

Endlich bringt Verf. (auf S. 307—318). Beschreibungen von einer Anzahl neuer Zuchtergebnisse, die als Fortsetzung früherer Kreuzungen anzusehen sind. Aus der vom Verf. selbst gegebenen Zusammenfassung sei folgendes angeführt: Einmal weist er jetzt bestimmt nach, daß *O. rubrinervis* aus 2 Komplexen zusammengesetzt ist, die er „*subvelans*“ und „*paenevelans*“ nennt, dann aber berichtet er über verschiedene Fälle, in denen gleiche oder reziproke Verbindungen sich in ihrer Lebensfähigkeit total different verhalten. So ist die Verbindung *subvelans* \times *gaudens* nicht lebensfähig, wenn sie aus der Kreuzung *rubrinervis* \times *biennilaeta*, lebensfähig, wenn sie aus (*biennis* \times *rubrinervis*) \times *biennilaeta* hervorgeht. *Gaudens* \times *curvans* kann aus der Kreuzung *murilaeta* \times *muricata* als lebensfähiges Individuum gewonnen werden, nicht dagegen aus *biennilaeta* \times *muricata*. Der *gaudens*-Komplex, der sonst immer sowohl im Pollen

wie im Embryosack aktiv ist, ist hier sonderbarerweise nur im Embryosack aktiv, somit gegen die Regel heterogam. Andererseits kann der *curvans*-Komplex der *muricata*, der stets für streng heterogam gehalten wurde, in geringer Zahl auch im ♂ Geschlecht vorkommen, ist somit dann isogam. Die Verbindungen *curvans* × *rubens*, *curvans* × *flavens* und *curvans* × *subvelans* sind lebensfähig, die reziproken *rubens* × *curvans* (aus *O. biennis* × *muricata*), *flavens* × *curvans* (aus *O. suaveolens* × *muricata*) und *subvelans* × *curvans* dagegen nicht. Bei diesen nicht lebensfähigen Kombinationen dürfte die Beschaffenheit des Eizellplasmas darüber entscheiden, ob die Zygotenkerne sich weiter entwickeln können. So vermögen die genannten Verbindungen *curvans* × *gaudens*, *c.* × *rubens*, *c.* × *flavens*, *c.* × *subvelans* zwar im *muricata*-Plasma, aber nicht in dem von *Lamarckiana*, *biennis*, *suaveolens* oder *rubrinervis* zu leben. *Curvans* × *velans*, *c.* × *paenevelans* und *c.* × *albicans* geben dagegen hier wieder gute lebensfähige Verbindungen.

G. Tischler.

Lohr, L. Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen. Diss. Basel, 1919, 61 S.

Verf. stellt fest, daß es einen für alle Alpenpflanzen charakteristischen Blattbau ebensowenig gibt wie für alle Ebenenpflanzen. Ebenso wie in der Ebene muß man sonnige und schattige Standorte, feuchte und trockene unterscheiden. Diese drücken dem Blatt ihr Gepräge auf und zwar in der Ebene und in den Alpen in gleicher Weise.

Die Sonnenblätter besitzen eine größere Blattdicke, stärkere Entwicklung des Palisadenparenchyms, reduziertes Schwammgewebe gegenüber den Schattenblättern.

Feuchter Standort bedingt im allgemeinen ein wenig entwickeltes Palisadenparenchym, mächtig entwickeltes Schwammgewebe.

Die diesem widersprechenden Resultate Leists und Wagners erklärt Verf. dadurch, daß Leist fast nur Pflanzen untersucht habe, für die das Optimum der Sonnenstrahlen an ihrem Standort schon überschritten war, also Kümmerformen. Wagner dagegen habe überhaupt nur Sonnenpflanzen untersucht.

G. v. Ubisch.

Crane, M. B. Heredity of types of inflorescence and fruits in tomato. Journ. of Gen., Vol. V, 1915, S. 1—10.

„Wonder of Italy“ ♀ wurde mit „Lister's Prolific“ ♂ gekreuzt und die Nachkommen in bezug auf Bildung der Infloreszenz, Gestalt und Bau der Frucht beobachtet.

Der Typus Wonder of Italy hat eine reichblütige, verzweigte Infloreszenz, vom Verf. als „zusammengesetzt“ bezeichnet. Die Frucht ist klein und länglich mit einer Scheidewand. Lister's Prolific dagegen besitzt eine unverzweigte Infloreszenz mit wenig Blüten und wird als „einfach“ bezeichnet. Die Frucht ist rund und plurilokulär — doch beide Charaktere variieren stark.

In F₁ scheint die einfache Infloreszenz dominant zu sein. Die Früchte waren hauptsächlich länglich und bilokulär, doch kamen auch runde mit Drei- und Vierteilung vor. (Zahlen werden nicht angegeben.) Auch in F₂ soll die Dominanz der einfachen Infloreszenz gegenüber der zusammengesetzten aufrecht erhalten werden und die geringe Zahl der rezessiven Pflanzen wird erklärt mit der Annahme, daß vielleicht der Same, der den zusammen-

gesetzten Typus hervorbringt, nicht so lange lebensfähig sei als der andere. (Die Aussaaten derselben Ernte wurden in zwei aufeinander folgenden Jahren gemacht.) Die Form der Frucht variiert so stark, daß Abteilungen und Unterabteilungen notwendig wurden. Wenn schließlich nur „lang“ und „kurz“ als Faktor angesehen wurde, so kam ziemlich das Verhältnis 3 kurz : 1 lang heraus.

Verf. versucht durch Kombination von F_2 und F_3 zwei Faktoren aufzustellen und aus den erhaltenen Zahlenverhältnissen auf eine teilweise Koppelung der Faktoren für einfache Infloreszenz und kurze Frucht zu schließen, gibt aber selbst zu, daß die Zahlen nicht groß genug sind, um hier Bestimmtes zu sagen. Dies ist auch durchweg der Fall bei den weiter an Hand einzelner Resultate aufgestellten Hypothesen und die Bemerkung, daß diese Arbeit nur eine vorläufige sein kann und eine gründlichere Faktorenanalyse folgen muß, erscheint nur zu begründet.

Es folgen noch einige Notizen über die Befruchtungsverhältnisse. Im normalen Falle sind die Tomaten ganz auf Selbstbestäubung angepaßt, da die Narbe von den Antheren eingeschlossen ist. In den oben besprochenen Versuchen traten aber Pflanzen mit verkümmerten Staubblättern und dadurch freiliegenden Narben auf. Zunächst setzten diese Pflanzen gar nicht an, später aber eine Menge — wie der Verf. annimmt — parthenokarpe Früchte. Unter einer großen untersuchten Anzahl dieser Früchte waren nur zwei mit je einem und zwei Samenkörnern gefunden. Durch die freiliegende Narbe war in diesen zwei Fällen wohl Fremdbestäubung durch den Wind möglich. Eine aus solchem Samen gezogene Pflanze wurde mit der ursprünglichen Mutterpflanze rückgekreuzt, die Nachkommen hatten alle normale Staubblätter.

v. Graevenitz.

Druckfehlerberichtigung.

In Band XX, S. 272 muß es im letzten Abschnitt heißen: Abweichungen vom „mechanischen“ — statt vom mathematischen — Geschlechtsverhältnis.

E. Schieman.

Die B o s s i s c h e Z e i t u n g

kämpft auf dem Boden bürgerlich-demokratischer Weltanschauung für die Vereinigung aller ehrlich demokratischen Elemente, die an dem freiheitlichen und sozialen Neubau des Deutschen Reiches mitzuarbeiten gewillt sind. Die Bossische Zeitung tritt für die Einheit aller deutschen Stämme auf der Grundlage des Selbstbestimmungsrechtes der Völker ein.

Die Bossische Zeitung hält die Betonung der nationalen Eigenart und die nationale Selbstachtung jedes Volkes für selbstverständliche Voraussetzung eines gedeihlichen Arbeitens aller Nationen in einem Bunde der Völker. Die Bossische Zeitung verlangt im Innern des Reiches das demokratische Mitbestimmungsrecht aller Glieder des Volkes und verwirft jede Diktatur eines einzelnen Standes, einer einzelnen Klasse und einzelner Personentreise.

Die Bossische Zeitung hält tiefgreifende soziale Änderungen im deutschen Wirtschaftsleben für unabweisbar. Der Erfolg dieser Umformung muß Kräftigung, nicht Zerstörung der deutschen Produktivität sein.

Die Bossische Zeitung will in ihrem literarischen Teil für das Ergebnis der freien wissenschaftlichen Forschung und alle Gebiete des künstlerischen Schaffens Liebe und Verständnis wecken.

Monatlich 7,50 Mark bei allen Postanstalten
und beim Verlag Mülstein & Co., Berlin **EW 68**

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXII Heft 3

Abhandlung

	Seite
Gauger, Martin, Die Mendelschen Zahlenreihen bei Monohybriden im Lichte der Dispersionstheorie	145—198

Kleinere Mitteilungen

Huene, F. v., Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien	209—212
Kappert, H., Über das Vorkommen vollkommener Dominanz bei einem quantitativen Merkmal	199—209

Referate

Boveri, Th., Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Ent- wicklungsfähigkeit merogonischer und partieller-merogonischer Seeigelbastarde (Hertwig)	216
Crane, M. B., Heredity of types of inflorescence and fruits in tomato (v. Graevenitz)	223
Goldschmidt, Rich., Crossing over ohne Chiasmotypie? (Seiler)	215
Goldschmidt, Rich., On a Case of facultative Parthenogenesis in the Gypsy-Moth <i>Lymantria dispar</i> L. with a Discussion of the Relation of Parthenogenesis to Sex (Seiler)	213
Haecker, V., Die Erblichkeit im Mannesstamm und der vaterrecht- liche Familienbegriff (Siemens)	213
Hertwig, G., Kreuzungsversuche an Amphibien (Hertwig)	219
Lohr, L., Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen (v. Ubisch)	223
Renner, O., Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von <i>Oenothera</i> -Bastarden (Tischler)	221
Renner, O., Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger <i>Oenothera</i> (Tischler)	221
Druckfehlerberichtigung (Schiemann)	224

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1920

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden. Der Preis des im Erscheinen begriffenen Bandes beträgt 50 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

Prof. Dr. E. Baur, Dahmsdorf-Müncheberg (Mark)

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,

Schöneberger Ufer 12 a.

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Abzüge ohne besonderen Titel auf dem Umschlag kostenfrei geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Freiabzüge zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 40 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 10 Mk. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Abzügen gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 25 Mk. für den Band bei rechtzeitiger Bestellung bezogen werden.

Die Sterilität der Bastarde im Lichte des Mendelismus.

Von Edmund Malinowski, Polytechnikum Warschau.

(Eingegangen 22. September 1918.)

Die Artbastarde sind oft in höherem oder minderem Grade steril. Sie können auch völlig steril sein. Die Sterilität der Pflanzenbastarde beruht darauf, daß sich die Pollenkörner und die Embryosäcke anormal entwickeln und zur Befruchtung unfähig sind. Die Pollenkörner besitzen sogar keine Keimungsfähigkeit. Bei völlig sterilen Bastarden entwickeln sich alle Pollenkörner und alle Embryosäcke anormal, bei den teilweise sterilen Bastarden geschieht es so nur mit einem gewissen Prozent von ihnen. Völlig sterile Bastarde entwickeln keine Samen, dagegen die teilweise sterilen Bastarde ergeben weniger Samen, als normale fertile Pflanzen.

Manchmal hängt der Sterilitätsgrad vom Geschlecht ab. Z. B. bei dem Bastarde *Antirrhinum siculum* \times *A. majus* sind alle Samenanlagen steril, während der Pollen fertil ist; man kann mit ihm *A. majus* bestäuben (Baur, 1). Die Bastarde von *Nicotiana Tabacum* (v. *atropurpurea*) \times *N. silvestris* besitzen völlig sterilen Pollen und ein kleines Prozent fertiler Samenanlagen. Um Samen von dieser Pflanze zu gewinnen, muß man sie mit fremdem Pollen bestäuben, z. B. mit dem Pollen von *Nicotiana silvestris* (Malinowski, 4). Ähnliches Verhalten zeigt der Bastard von Weizen und Roggen (*Triticum sativum* \times *Secale cereale*), welcher sterile Pollenkörner und gewisses Prozent steriler Embryosäcke besitzt (Jesenko, 3).

Teilweise sterile Bastarde können in F_2 völlig fertile Nachkommenschaft geben. Bei der Kreuzung von *Pisum Palestinae* mit *Pisum sativum* bekam Sutton (3) völlig sterile Bastarde mit Ausnahme von

zwei, die eine kleine Anzahl Samen entwickelten. Diese Samen gaben völlig fertile Nachkommenschaft. Auch die Bastarde von *Erophila cochleata* \times *E. radians* sind teilweise steril. In F_2 dieser Bastarde beobachtete Rosen (6) eine große Variabilität in bezug auf die Fruchtbarkeit: „sie war zwar nirgends bedeutend, aber bei manchen Individuen gleichwohl gegen F_1 wieder gestiegen, bei vielen anderen auf ein Minimum herabgesunken oder völliger Sterilität gewichen“. Die zweite Generation von *Erophila cochleata* \times *E. radians* enthielt „nicht einfach fertile und sterile Individuen, sondern alle Übergänge zwischen leidlicher Fruchtbarkeit und völligem Versagen der Fortpflanzungserscheinungen“. Rosen behauptet, daß sich die Vererbungserscheinungen der partiellen Sterilität dieser Bastarde nicht in die Rahmen der Mendelschen Gesetze einschränken ließen. Im Jahre 1913 spricht er folgende Meinung aus: „Unter den F_2 -Pflanzen waren — im allgemeinen — diejenigen die fruchtbarsten, die am wenigsten von den Stammeltern abwichen; die extravaganten hingegen waren fast oder völlig steril. Diese oft wiederholte Beobachtung schien mir mit den Prinzipien der Mendelschen Spaltung schlecht vereinbar sein.“ (Rosen, 7.)

Bei der Kreuzung von *Stizolobium deeringianum* \times *S. hassjo* und *S. deeringianum* \times *S. niveum* fand Belling (2) in F_1 ein großes Prozent steriler Pollenkörner, sowie anormal ausgebildeter Embryosäcke. In F_2 dieser Kreuzungen erschienen völlig fertile und teilweise sterile Pflanzen im Zahlenverhältnis, das sich zu 1 : 1 näherte. Immer jedoch waren teilweise sterile Pflanzen zahlreicher. Die von Belling für F_2 gegebenen Zahlen sind folgende: 164 teilweise sterile Pflanzen auf 157 fertile im ersten Fall, und 229 teilweise sterile Pflanzen auf 169 fertile — im zweiten Fall. Belling meint, die partielle Sterilität sei bedingt durch das Zusammentreffen in den Gameten der genetischen Faktoren **K** und **L**. Die Anwesenheit eines jeden von diesen Faktoren (doch nicht beider zugleich) ruft die normale Entwicklung des Pollens und der Embryosäcke hervor. Nach der Annahme von Belling besitzt die erste Bastardgeneration die genetische Zusammensetzung **KkLl** und bildet vier Typen von Gameten aus: **KL**, **Kl**, **kL**, **kl**. Von diesen vier Typen entwickeln sich zwei anormal, nämlich **KL** und **kl**, und sind zur Befruchtung unfähig. Normale männliche, sowie weibliche Gameten sind nur von zwei Typen, nämlich **Kl** und **kL**. Theoretisch muß also das Verhältnis von teilweise sterilen Pflanzen zu den fertilen 1 : 1 betragen.

Die Annahme von Belling scheint mir nicht richtig zu sein. Wenn wir annehmen, daß das Zusammentreffen von **K** und **L** eine

anormale Gametenentwicklung hervorruft, so bleibt es unerklärt, warum die Abwesenheit dieser beiden Faktoren auch eine abnorme Gametenentwicklung bedingt. Auch die gewonnenen Zahlen stimmen nicht völlig mit dem theoretischen Verhältnis 1 : 1, da im Experiment immer die teilweise sterilen Pflanzen gegen die fertilen im Übergewicht auftreten.

Auf Grund der experimentellen Angaben Bellings, sowie meiner eigenen Experimente über Weizenbastarde, habe ich eine andere Hypothese ausgearbeitet, welche uns, meiner Meinung nach, besser die Resultate der Bellingschen Experimente erklärt und welche auch die von mir bei Weizenbastarden beobachteten komplizierten Erscheinungen der partiellen und völligen Sterilität umfaßt. Ich nehme an, die partielle oder völlige Sterilität der Bastarde sei bedingt durch das Zusammentreffen in einer Zygote von zwei oder einer größeren Anzahl von Elementen, die miteinander nicht harmonisieren.

Erörtern wir den einfachsten Fall, wenn in der Pflanze zwei solche Elemente zusammentreffen. Bezeichnen wir diese Elemente **A** und **B**. Die genetische Zusammensetzung der einen elterlichen Pflanze wird dann **AAbb** sein, der zweiten dagegen — **aaBB**. Die erste Generation wird die Konstitution **AaBb** haben und wird teilweise steril. Die Sterilität betrifft in gleichem Grade alle Typen von Gameten. Z. B. ein Teil der Gameten **AB** wird fertil und ein anderer Teil wird steril sein. Dasselbe trifft für alle anderen Gamentypen zu. Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß fertile Gameten von folgenden vier Typen sein werden: **AB, Ab, aB, ab**. Die Tabelle I stellt alle möglichen Kombinationen dieser fertilen Gameten, mit anderen Worten alle Typen der Zygoten der zweiten Generation dar. Die auf der Tabelle I

Tabelle I.

AB AB	Ab AB	aB AB	ab AB
AB Ab	Ab Ab +	aB Ab	ab Ab +
AB aB	Ab aB	aB aB +	ab aB +
AB ab	Ab ab +	aB ab +	ab ab +

mit + bezeichneten Typen sind fertil, da sie keine nicht harmonisierenden Elemente besitzen. Es treten sieben solche Typen auf die Gesamtzahl 16 auf. Die übrigen Typen, in der Zahl 9, enthalten die Elemente **A** und **B** in der Ein- oder doppelten Zahl und deshalb sind sie teilweise steril. Das Zahlenverhältnis der teilweise sterilen Pflanzen zu den völlig fertilen beträgt 9 : 7, nähert sich also mehr dem von Belling beobachteten Experimentalverhältnis, als das von diesem Autor angenommene theoretische Verhältnis 1 : 1.

Ich gehe jetzt zu einem komplizierten Beispiel über.

Wenn sich in einem Bastarde mehr als ein, eventuell zwei Paar nichtharmonisierender Elemente befinden, dann ist der Sterilitätsgrad dieses Bastardes höher oder bei einer größeren Anzahl dieser Elemente wird der Bastard völlig steril sein. Nehmen wir an, die eine zur Kreuzung benutzte Pflanze enthielte die Elemente **A** und **B**, und die andere **C** und **D**. **A** harmonisiert nicht mit **C**, und **B** harmonisiert nicht mit **D**. Wenn sich in einer Pflanze die Elemente **A**, **B**, **C** und **D** zusammentreffen, dann ist der Sterilitätsgrad der Pflanze höher, als wenn sie nur zwei Faktoren, z. B. **A** und **C**, enthielte. Eine Pflanze mit der genetischen Zusammensetzung **AABBCCDD** zeigt einen höheren Sterilitätsgrad, als eine Pflanze mit der Zusammensetzung **AaBbCcDd**, oder **AabbCCdd**. Wenn wir annehmen, daß die Konstitution von zwei zur Kreuzung genommenen Pflanzen **AABBccdd** und **aabbCCDD** ist, dann wird der Bastard aus dieser Kreuzung die Zusammensetzung **AaBbCcDd** haben. Es wird eine teilweise sterile Pflanze sein, d. h. ein gewisser Teil ihren Mikro- und Makrosporen wird anormal ausgebildet. Das soll aber nicht bedeuten, daß sich nur Mikro- und Makrosporen von bestimmter Konstitution anormal ausbilden. Im Gegenteil betrifft die anormale Entwicklung im gleichen Grade Mikro- und Makrosporen aller Typen.

Der Bastard der ersten Generation bildet also 16 Typen von fertilen Gameten aus, nämlich: **ABCD**, **ABCd**, **ABcD**, **AbCD**, **aBCD**, **ABcd**, **Abcd**, **abCD**, **aBCd**, **aBcD**, **AbCd**, **Abcd**, **aBed**, **abCd**, **abcd**, **abcd**. In F_2 finden 256 Kombinationen statt, die auf der beistehenden Tabelle II dargestellt sind.

Aus dieser Tabelle erhellt, daß auf je 256 Pflanzen der zweiten Bastardengeneration 49 völlig fertile Pflanzen erscheinen. Es sind Individuen, in welchen die nichtharmonisierenden Elemente nicht zusammentreffen. Auf der Tabelle sind diese Kombinationen mit Null (0) bezeichnet. Alle übrigen Individuen sind in höherem oder niedrigerem

Tabelle II.

	ABCD	ABcD	ABeD	ABc'D	aBCD	ABed	AbcD	abCD	aBcD	aBeD	Abcd	AbCd	Abcd	aBcd	abcD	abcd
ABCD ..	4	3	3	3	3	2	2	2	2	3	3	2	2	2	2	2
ABcD ..	3	2	2	3	2	1	2	2	1	2	2	1	1	1	2	1
ABeD ..	3	2	2	2	3	1	1	2	2	2	2	1	1	2	1	1
ABc'D ..	3	3	2	2	2	2	1	1	2	2	2	1	2	1	1	1
aBCD ..	3	2	3	2	2	2	2	1	1	2	2	2	1	1	1	1
ABed ..	2	1	1	2	2	0	1	2	1	1	1	0	0	1	1	0
AbcD ..	2	2	1	1	2	1	0	1	2	1	1	0	1	1	0	0
abCD ..	2	2	2	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0
aBCd ..	2	1	2	2	1	1	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0
aBeD ..	3	2	2	2	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1
AbCd ..	3	2	2	2	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1
Abcd ..	2	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0
aBed ..	2	1	1	2	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
abCd ..	2	1	2	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
abcD ..	2	2	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0
abcd ..	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0

Grade steril. Der Grad der Sterilität einer Pflanze, die drei oder vier Paar nichtharmonisierender Elemente enthält, ist höher, als derjenigen Pflanze, die nur zwei oder ein Paar dieser Elemente enthält. In unserem Beispiel kommen vor Pflanzen

mit 4 Paaren nichtharmonisierender Faktoren in der Zahl 1,

„ 3 „ „ „ „ „ „ 16,

„ 2 „ „ „ „ „ „ 78,

„ 1 Paar „ „ „ „ „ 112,

„ 0 „ „ „ „ „ „ 49.

Im Bastard können auch mehr als zwei Paar nichtharmonisierender Faktoren zusammentreffen. Dann wird in F_2 das Prozent völlig und teilweise steriler Pflanzen noch größer als im Beispiel. Solch einen komplizierten Fall beobachtete ich in der Nachkommenschaft der Bastarde von zwei Weizenarten: *Triticum vulgare* Vill. und *Tr. dicoccum* Schrk. Die erste Generation von sieben Kreuzungen, die ich in dieser Hinsicht untersucht habe, war teilweise steril. Es wurden folgende Kreuzungen ausgeführt:

Kreuzung Nr. 1. ♀ *Triticum vulgare* mit lockeren Ähren (Landweizen aus Wysokie Litewskie) \times ♂ *Tr. dicoccum* mit mitteldichten Ähren.

- Kreuzung Nr. 2. ♀ *Tr. vulgare* mit lockeren Ähren (Landweizen aus Wysokie Litewskie) × ♂ *Tr. dicoccum* mit lockeren Ähren.
 Kreuzung Nr. 3. ♀ *Tr. dicoccum* mit lockeren Ähren × ♂ *Tr. vulgare* mit mitteldichten Ähren (Solmanns Glatter Square head).
 Kreuzung Nr. 4. ♀ *Tr. vulgare* mit mitteldichten Ähren (Solmanns Glatter Square head) × ♂ *Tr. dicoccum* mit lockeren Ähren.
 Kreuzung Nr. 5. ♀ *Tr. vulgare* mit lockeren Ähren (Landweizen aus Wysokie Litewskie) × ♂ *Tr. dicoccum* mit mitteldichten Ähren.
 Kreuzung Nr. 6. ♀ *Tr. vulgare* mit lockeren Ähren (Landweizen aus Wysokie Litewskie) × ♂ *Tr. dicoccum* mit lockeren Ähren.
 Kreuzung Nr. 7. ♀ *Tr. vulgare* mit lockeren Ähren (Landweizen aus Sandomir) × ♂ *Tr. dicoccum* mit lockeren Ähren.

Den Fertilitätsgrad der Pflanzen bestimmte ich auf diese Weise, daß ich nach der Berechnung in der am besten ausgebildeten Ähre jeder Pflanze der Zahl der Ährchen und der Körner, diese letzte durch die erste dividierte. Wenn z. B. die Zahl der Ährchen in der Ähre 20 und die Zahl der Körner 15 beträgt, so ist der Fertilitätsgrad $15 : 20 = 0,7$. Falls in der Ähre überhaupt keine Körner sich entwickeln, dann ist der Fertilitätsgrad 0. Die Tabelle III stellt Zahlen dar, welche den Fertilitätsgrad der Pflanzen der ersten Generation der eben erwähnten sieben Kreuzungen ausdrücken.

Tabelle III.

Kreuzung Nr.	Fertilitätsgrad der Pflanzen F ₁																
	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	
1	/	3	2	4	1	2	4	1	1								
2	1	1	2	5	3	2	2	2	4	1	1						
3									2	3	4	3	3	2			
4				2	—	1	2	1	3	1	6	2	1	1	1	2	
5					3	—	1	1	—	1							
6			5	2	2	—	3										
7	1	4	7	3	1	1	1	1									

In morphologischer Hinsicht war die erste Generation von *Tr. vulgare* × *Tr. dicoccum* intermediär im Verhältnis zu den elterlichen Typen. In der zweiten Bastardgeneration erschienen zahlreiche neue Formen (Malinowski, 5). Die wichtigsten morphologischen Typen der zweiten Generation waren: 1. *Tr. vulgare*, 2. *Tr. dicoccum*, 3. *Tr. Spelta*,

4. *Tr. durum*, 5. *Tr. turgidum* und Formen, denen ich neue Artnamen gab, nämlich: 6. *Tr. lanceolatum* und 7. *Tr. ellipticum*. *Tr. lanceolatum* nähert sich mit dem Habitus der Ähre von *Tr. vulgare*, besitzt aber sehr schmale und lange Hüllspelzen. *Tr. ellipticum* dagegen erinnert an *Tr. dicoccum* mit dem Habitus der Ähre, und die Hüllspelzen dieser Art sind kurz, manchmal um die Hälfte kürzer als die Deckspelzen, und sind elliptisch. Alle diese neuen Formen der zweiten Generation erwiesen sich als erblich.

In der zweiten Generation der Kreuzungen *Tr. vulgare* \times *Tr. dicoccum* sind die teilweise sterilen Pflanzen viel zahlreicher als die fertilen. Es erscheint auch ein bedeutendes Prozent völlig steriler Pflanzen. Das Übergewicht von teilweise und völlig sterilen Pflanzen im Verhältnis zu den fertilen ist größer, als in dem theoretischen von mir gegebenen Beispiel. Wahrscheinlich also handelt es sich hier um eine größere Anzahl nichtharmonisierender Elemente als in jenem Beispiel. Völlig sterile Pflanzen erscheinen in dieser Generation dann, wenn sich die maximale Anzahl dieser Elemente vereinigt, oder sich ihre Anzahl zu der maximalen nähert.

Auf den Tabellen IV und V sind sterile Ähren mit einer Null (0) bezeichnet, dann folgen verschiedene Grade der partiellen Sterilität von 0,1 bis 1,2—1,5, weiter haben wir schon mit fertilen Pflanzen zu tun. Die Schwankungsgrenze der Fertilität von *Tr. vulgare* (Landweizen aus Wysokie Litewskie) erstreckt sich von 1,0—2,3; diejenige von *Tr. dicoccum* von 1,4 zu 2,5 (Tabelle IV). Das Fertilitätsmaximum der zweiten Bastardgeneration von *Tr. vulgare* \times *Tr. dicoccum* war 2,8. Die Tabelle IV zeigt, wieviel Individuen auf jede Fertilitätsklasse kommen (von 0—2,8) in der zweiten Generation der einzelnen Kreuzungen. Die meisten Individuen besitzen die Fertilität 0,1, oder in manchen Kreuzungen 0,2—0,3. Im allgemeinen sind in der zweiten Generation der erwähnten Kreuzungen teilweise sterile Pflanzen mit den Sterilen viel zahlreicher als die Fertilen.

Die Erscheinungen der gegenseitigen Abhängigkeit zwischen morphologischen Eigenschaften und der völligen oder partiellen Sterilität sind sehr undeutlich angezeigt. Alle Grundtypen (*vulgare*, *dicoccum*, *Spelta*, *lanceolatum* und *ellipticum*) sind ungefähr gleich in bezug auf ihre Fruchtbarkeit. Die Tabelle V stellt Zahlen für die verschiedenen Fertilitätsgrade der einzelnen F₂-Typen der Bastarde von *Tr. vulgare* \times *Tr. dicoccum* dar. Im Gebiet des Typus *Tr. lanceolatum* befinden sich am zahlreichsten Pflanzen von hohem Sterilitätsgrad.

Tabelle

Kreuzung Nr.	Fertilitätsgrad											
	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1
1	8	8	8	11	9	11	11	9	16	5	9	12
2	20	53	42	57	52	42	38	32	34	19	16	16
3	46	53	44	28	24	29	34	29	29	26	23	22
4	28	31	17	19	14	13	11	8	13	27	16	18
5	1	5	1	4	3	2	2	1	5	3	3	5
6	10	10	11	6	12	9	11	5	7	10	11	10
7	16	37	15	14	19	11	15	15	11	9	7	8
<i>Tr. vulgare</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
<i>Tr. dicoccum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle V.

Ährentypus	Fertilitätsgrad der Pflanzen F ₂																										
	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1	2,2	2,3			
<i>Lanceolatum</i>	3	12	8	6	9	6	11	7	4	5	9	5	7	4	1	3	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ellipticum</i>	1	3	1	1	3	5	6	5	3	3	2	5	6	2	6	4	4	2	2	2	2	2	2	1	1	—	—
<i>Vulgare</i>	2	4	6	2	3	2	5	5	3	4	3	8	3	1	2	2	2	1	2	1	1	—	—	—	—	—	—
<i>Spelta</i>	—	4	3	1	2	3	3	1	3	3	5	3	5	3	4	3	3	5	1	1	—	—	1	—	—	—	—
<i>Dicoccum</i>	1	3	3	2	2	4	6	2	5	2	3	5	7	2	2	1	1	1	2	1	1	—	—	—	—	—	—
Kleine Ähren	15	18	9	11	9	5	6	2	5	7	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

In der zweiten Bastardgeneration erschien eine Reihe von Pflanzen mit sehr kleinen Ähren. Diese Pflanzen erreichten nicht die normale Größe und schienen unentwickelt zu sein. Die Größe der Ähre erwies sich aber als erblich. Pflanzen mit kleinen Ähren sind entweder völlig steril oder zeichnen sich durch einen hohen Sterilitätsgrad aus. Diese kleinen Ähren gehören aber zu den verschiedenen morphologischen Typen. Ihre Spelzen sind denjenigen von *Tr. vulgare*, *dicoccum*, *ellipticum* oder *lanceolatum* am meisten ähnlich; man findet manchmal abgestumpfte Spelzen, die an *Tr. Spelta* erinnern. Natürlich beruht diese Ähnlichkeit auf der Spelzenform, da ihre Dimensionen viel kleiner als bei den erwähnten Arten sind.

Aus obiger Zusammenstellung erhellt, daß die Sterilität nicht mit diesem oder jenem morphologischen Typus verbunden ist, sondern eine

IV.

der Pflanzen F_2

1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1	2,2	2,3	2,4	2,5	2,6
5	8	3	3	2	3	—	—	—	—	1	—	—	—	—
20	13	12	8	4	4	5	2	1	—	—	—	—	—	—
27	26	24	14	16	13	7	6	5	1	2	1	—	—	—
18	14	8	14	13	17	16	8	5	6	1	3	—	2	2
8	3	3	4	4	2	2	3	—	—	—	—	—	—	—
12	5	4	3	2	4	—	—	2	1	—	1	—	—	—
6	3	6	3	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—
2	8	10	19	16	32	22	5	2	1	1	1	—	—	—
—	—	1	2	8	8	20	18	20	10	5	6	4	1	—

Eigenschaft ist, welche von speziellen Faktoren (Genen) hervorgerufen ist, die ich höher „nichtharmonisierende Elemente“ nannte.

Die Samen von teilweise sterilen F_2 -Pflanzen wurden von mir im Frühling 1917 in Mistbeeten ausgesät, um die F_3 -Generation zu bekommen. Im April wurden die jungen Pflanzen in den Boden eingepflanzt. Die Samen stammten von isolierten Ähren. Einzelne F_3 -Linien erwiesen Unterschiede im Fertilitätsgrad, was die Tabelle VI (S. 234 u. 235) darstellt. Die Untersuchungsergebnisse der dritten Generation zeigen, daß verschiedene Grade der partiellen Sterilität erblich sind.

Zitierte Literatur.

1. Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1914.
2. Belling, The Mode of Inheritance of Semi-Sterility in the offspring of Certain Hybrid Plants. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 1914.
3. Jesenko, Über Getreide-Speziesbastarde (Weizen-Roggen). Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 1913.
4. Malinowski, On the appearance of new forms in the posterity of hybrids of *Nicotiana atropurpurea* \times *N. silvestris*. C. R. Soc. Sc. Varsovie, 1916.
5. Malinowski, Etudes sur les hybrides du Froment. Travaux Soc. Sc. Varsovie, 30, 1918.
6. Rosen, Die Entstehung der elementaren Arten von *Erophila verna*. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 1911.
7. Rosen, Die Entstehung elementarer Arten aus Hybridisation ohne Mendelsche Spaltung. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 1913.
8. Sutton, Compte rendu d'expériences de croisements faites entre le pois sauvage de Palestine et le pois de commerce. 4^{me} Conf. de Génétique. Paris, 1911.

Tabelle

Nr. F _s	Fertilitätsgrad															
	0	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15
25	4	5	7	3	5	7	4	4	7	2	2	2	3	1	2	2
26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	1	2	3
27	4	3	2	2	2	1	1	2	2	2	1	—	—	1	1	2
28	16	9	3	5	3	1	1	1	2	2	—	2	1	1	1	3
34	5	8	4	9	4	8	6	8	11	4	10	8	5	3	7	7
36	1	3	5	1	—	1	—	1	6	—	1	2	—	2	1	1
37	32	15	11	19	13	8	10	5	10	12	3	4	6	7	8	8
55	53	27	19	15	7	3	2	4	5	2	2	2	1	1	3	1
66	3	1	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
70	24	13	6	7	3	1	3	2	—	1	1	1	1	1	—	1
72	—	—	1	2	2	—	3	1	1	4	1	1	2	2	2	—
89	2	1	2	1	1	1	3	—	2	1	1	8	8	3	3	3
98	4	6	1	2	3	12	3	2	2	2	6	4	3	5	3	2
101	32	12	9	8	7	4	5	1	2	1	3	—	1	—	1	2
103	9	4	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
104	—	—	—	—	—	1	1	1	5	4	1	1	—	1	—	—
111	10	3	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
115	5	2	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
133	—	—	—	—	3	1	1	1	1	2	1	3	2	5	1	1
140	—	—	—	—	—	—	—	1	3	3	2	3	7	3	6	4

VI.

der Pflanzen.

[illegible]

Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre.

Von Ernst Lehmann, Tübingen.

(Eingegangen 26. Mai 1919.)

Die Zahl der neuen Theorien zur Erklärung des Vererbungs-geschehens ist in den letzten Jahren in stetem Wachsen begriffen. Dieselben Erscheinungen von fundamentalster Bedeutung werden auf sehr verschiedenen Wegen zu erklären versucht. Wir denken hier beispielsweise an die Faktorenkoppelung (Reduplikationstheorie von Bateson und Punnett; crossing over Morgans), oder an die Vererbungsverhältnisse der Önotheren (Mutationen, Mendelsche Spaltung und Kombination, Merogonie, Komplexheterozygotie, Kernchimären), an die höchst verschiedenartigen karyologischen Theorien u. v. a. Die neu gefundenen Tatsachen und Theorien werden mit immer zahlreicheren neuen Termini belegt. Alles in allem ist aus den ursprünglich so einfachen und durchsichtigen Mendelschen Regeln ein weitläufiges, oft recht kompliziertes Theoriengebäude geworden. Unter solchen Umständen wäre vielleicht ein kritischer Rückblick auf die sicheren Fundamente, welche unseren heutigen Anschauungen zugrunde liegen, nicht ganz unangebracht. Von einem solch weitausschauenden Beginnen soll aber hier abgesehen werden. Dagegen hat sich mir im Laufe der Zeit immer mehr das Bedürfnis aufgedrängt, einige unserer wichtigsten grundlegenden Ausdrücke, welche wir zur Beschreibung der Beobachtungstatsachen auf dem Gebiete der Vererbungslehre regelmäßig benutzen, einer kritischen Revision zu unterziehen. Ich habe schon mehrfach (1916, 1918) gelegentlich zur Verwendung dieser Ausdrücke Stellung genommen. Ich möchte nun hier das Wichtigste zusammenfassen und nach mancher Richtung ergänzen. Es wird sich dabei ergeben, daß eine Revision dieser Termini unsere Begriffe über die Grundlagen der Vererbungsvorgänge nicht unwesentlich berührt.

1. Mendeln.

Unsere gesamte moderne Vererbungslehre beruht auf Mendels Großtat. Sein Name wird verbal zur Bezeichnung der Mendelschen Vererbungsweise benutzt. Wir sprechen von mendelnden Faktoren, mendelnden Bastarden, von Mendelspaltung usw. Wenn wir aber den Gebrauch des Wortes „mendeln“ durch die Literatur verfolgen, so sind wir überrascht über die Unklarheit, welche in der Verwendung dieses Wortes herrscht, und finden immer und immer wieder, daß das Wort in verschiedener Bedeutung angewandt wird. Ein kurzer Überblick wird uns davon überzeugen.

Das Wort „mendeln“ findet sich in der Literatur zuerst in de Vries' Mutationstheorie, Bd. II (1903), S. 494. Da heißt es: „Im zweiten Abschnitt dieses Bandes habe ich ausgeführt, daß es vorwiegend, wenn nicht ausschließlich, die retrogressiven und die degressiven Merkmale sind, welche bei der Kreuzung mit ihren Antagonisten den Mendelschen Gesetzen folgen.“ Und in der Anmerkung wird hinzugefügt: „Im Sprachgebrauch und im brieflichen Verkehr hat sich die Gewohnheit eingebürgert, diesen Ausdruck abzukürzen und einfach zu sagen, daß die betreffenden Merkmale mendeln.“

Es mendeln nach dieser Definition also solche Merkmale, welche den Mendelschen Gesetzen folgen. Wollen wir den Sinn des Wortes mendeln — zunächst rein nach der obigen ersten Definition — scharf fassen, so müssen wir uns darüber klar sein, was die Mendelschen Gesetze sind.

Es ist bekannt genug, daß man sich darüber nicht von Anfang an klar war.

Seine erste Mitteilung über die Mendelsche Regel in den Ber. d. d. bot. Ges. 1900 betitelt de Vries: Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Er faßt darin als wichtigste Ergebnisse seiner und der Mendelschen Versuche die beiden Sätze auf:

„1. Von den beiden antagonistischen Eigenschaften trägt der Bastard stets nur die eine, und zwar in voller Ausbildung. Er ist somit von einem der beiden Eltern in diesem Punkte nicht zu unterscheiden. Mittelbildungen kommen dabei nicht vor.

2. Bei der Bildung des Pollens und der Eizellen trennen sich die beiden antagonistischen Eigenschaften. Sie folgen dabei in der Mehrzahl der Fälle einfachen Gesetzen aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung.“

Und S. 86: „Im Bastard liegen die beiden antagonistischen Eigenschaften als Anlagen nebeneinander . . . Bei der Bildung der Pollenkörner und Eizellen trennen sie sich. Die einzelnen Paare antagonistischer Eigenschaften verhalten sich dabei unabhängig voneinander.“

Wir sehen also, daß ganz allgemein einmal eine Trennung unabhängiger Anlagen und zum anderen ein Dominieren des einen Merkmales über das andere als das Wesen der Mendelschen Entdeckung aufgefaßt wird.

In diesem Sinne wird dann auch die Auffassung der Mendelschen Regeln in der Mutationstheorie im großen und ganzen weiter aufrecht erhalten. Insonderheit sei betont, daß de Vries die Dominanz (Präpotenz) als Wesensbestandteil der Mendelschen Regeln auffaßte, wie aus dem folgenden Satze hervorgeht: (1900, S. 85) „Das Fehlen von Mittelbildungen zwischen je zwei einfachen, antagonistischen Eigenschaften im Bastard ist vielleicht der beste Beweis dafür, daß solche Eigenschaften wohl abgegrenzte Einheiten sind.“ (Vgl. dazu auch de Vries in *Comptes rendus* 1900 (130, I) S. 845): „L'hybride montre toujours le caractère d'un des deux parents, et cela dans toute sa force; jamais le caractère d'un parent, manquant à l'autre ne se trouve réduit de moitié.“

Correns faßt die Haupttatsachen der Mendelschen Regeln in seiner ersten Publikation wie folgt, zusammen (Ber. 18, 1900 S. 166):

„Mendel kommt zu dem Schluß, „daß die Erbsenhybriden Keim- und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen konstanten Formen entsprechen, welche aus der Kombination der durch Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen“, oder; wie man mit den hier benützten Ausdrücken sagen kann: Der Bastard bildet Sexualkerne, die in allen möglichen Kombinationen die Anlagen für die einzelnen Merkmale der Eltern vereinigen, nur die desselben Merkmalspaares nicht. Jede Kombination kommt annähernd gleich oft vor. — Sind die Elternsippen nur in einem Merkmalspaar (zwei Merkmalen: A, a) verschieden, so bildet der Bastard zweierlei Sexualkerne (A, a), die gleich denen der Eltern sind; von jeder Sorte 50% der Gesamtzahl. Sind sie in zwei Merkmalspaaren (4 Merkmalen; A, a; B, b) verschieden, so gibt es viererlei Sexualkerne (AB, Ab, aB, ab); von jeder Sorte 25% der Gesamtzahl. Sind sie in drei Merkmalspaaren (6 Merkmalen: A, a; B, b; C, c) verschieden, so existieren achterlei Sexualkerne (ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc), von jeder Sorte 12,5% der Gesamtzahl usw.

Dies nenne ich die „Mendelsche Regel“, schließt Correns.

Auf die Dominanz legt Correns von Anfang an nicht das Gewicht, wie de Vries. Jedenfalls weist er in seiner ersten Mitteilung schon auf einen Fall hin, in welchem keine vollkommene Dominanz des einen Merkmales in der F_1 zu beobachten ist, sondern Mittelbildung.

In seiner Arbeit „Über Levkojenbastarde“ (1900) stellt dann Correns als die beiden Mendelschen Regeln das Folgende hin:

„1. Die erste Regel, die ‚Prävalenzregel‘, läßt sich so formulieren: Der Bastard gleicht in den Punkten, in denen sich seine Eltern unterscheiden, immer nur dem einen oder dem anderen Elter, nie beiden zugleich.

2. Die zweite Regel, die ‚Spaltungsregel‘, lautet: Der Bastard bildet Sexualkerne, die in allen möglichen Kombinationen die Anlagen für die einzelnen differierenden Merkmale der Eltren vereinigen, von jedem Merkmalspaar aber immer nur je eine; jede Kombination wird gleich oft gebildet.“

Das Resultat der ganzen Arbeit gipfelt aber einmal in dem Beweis, daß die Prävalenzregel nicht allgemein gültig ist. Zum anderen wird die Spaltungsregel in höchst bemerkenswerter Weise differenziert, worauf wir indessen erst später eingehen wollen.

Im weiteren Verlauf wird die Prävalenz- oder Dominanz Regel von Correns immer weiter durch Erbringung von Beispielen von allerlei Übergängen zwischen dominierenden und intermediären Merkmalen abgebaut. Gleichzeitig erweist Correns, aus Mendels Briefen, daß Mendel schon selbst Fälle gekannt hat, für die die Prävalenzregel nicht gilt. Und wenn man Mendels Arbeit eingehend durchliest, erkennt man, daß er von Anfang an die Dominanz nicht als besonderes Gesetz hingestellt hat, wie die Spaltung.

In seinen Principles of heredity (1909, S. 13) schreibt Bateson: „Those who first treated of Mendel's work most unfortunately fell into the error of enunciating a „Law of Dominance“ as a proposition comparable with the discovery of segregation. Mendel himself enunciates no such law.“ Und in seinen neuen Vererbungsgesetzen von 1912 führt Correns unter den drei Mendelschen Gesetzen, auf die wir dann eingehender zu sprechen kommen werden, die Prävalenzregel nicht mehr an. Auch Baur schreibt 1911 S. 52: „Man hat dieser Dominanzerscheinung, die durchaus keine allgemeine Regel ist, vielfach übertrieben große Bedeutung zugeschrieben, von einer

„Dominanzregel“ gesprochen. Das ist ganz verkehrt.“ Und Johannsen, welcher in seiner 1. Auflage der Elemente der Dominanz noch eine besondere Bedeutung beimaß, hat in der zweiten Auflage die Dominanz nicht mehr unter den Hauptpunkten des Mendelismus (S. 470) aufgeführt. Autoren anderen Standpunktes in der neueren Zeit kenne ich nicht.

So herrscht also jetzt insoferne Einmütigkeit, als die Dominanzregel nicht zu den Mendelschen Gesetzen gehörig betrachtet wird. Das Wort „mendeln“ kann demnach auch nicht Bezug auf die Erscheinung der Dominanz haben.

Wir mußten uns mit dieser Angelegenheit etwas länger befassen, da ja de Vries, als er das Wort mendeln = den Mendelschen Gesetzen folgen, in die Literatur einführte, die Praevalenzregel als Wesensbestandteil der Mendelschen Gesetze auffaßte. Es mußte klargelegt werden, daß das zu Unrecht geschehen ist, und Dominanz nicht untrennbar zum Sinne des Mendelns gehört.

Es bleibt da zunächst als Inhalt des Wortes „mendeln“ die Spaltungsregel. Nun haben wir aber schon weiter oben darauf hingewiesen, daß die von de Vries ursprünglich als einheitlich aufgefaßte Mendelsche Spaltungsregel schon von Correns in seiner Arbeit über die Levkojenbastarde als komplex erwiesen wurde. Er hatte ja bekanntlich gefunden, daß Blütenfarbe und Behaarung gemeinsam vererben können und er sagt (S. 108): „Eine Trennung der Anlagen tritt wohl ein, und bei allen Paaren, aber nur zwischen den Komponenten desselben Merkmal- resp. Anlagenpaares, nicht auch zwischen denen verschiedener Paare. Die von jedem Elter gelieferten Anlagen bleiben stets beisammen. — Es geschieht also nur ein Teil des nach der ‚Spaltungsregel‘ zu Erwartenden.“

Es liegt nahe anzunehmen, daß die Spaltung überall, wo sie eintritt, in derselben Weise geschieht, und es von der Anordnung der Anlagen vor ihrem Beginn abhängt, was dabei heraus kommt. Diese wäre dann das wirklich Entscheidende.

Bis das aber bewiesen ist, sind zweierlei Spaltungen zu unterscheiden, die, welche die Komponenten der Merkmalspaare spaltet, die zygotyle, und die, welche die Erbmasse einer Sippe in ihre einzelnen Anlagen zerlegt, die seiolyte. Bei den Erbsen, dem Mais usw. finden wir beide, bei Matthiola nur die zygotyle.“

Später (Vererbungsgesetze 1905) sagt dann Correns statt zygotylte Spaltung: Spaltungsregel, statt seiolyte Spaltung: Gesetz der Unabhängigkeit der Merkmale.

Von wie außerordentlich großer, immer steigender Wichtigkeit diese Zerlegung der ursprünglichen Spaltungsregel geworden ist, wird uns noch näher beschäftigen. Wir finden sie heute in den meisten modernen Büchern über Vererbungslehre angenommen (Baur, Haecker, Plate, Lang, Johannsen 2. Aufl.).

Dabei ist allerdings die Einschätzung der Bedeutung beider Teile der ursprünglich einheitlich gedachten Spaltungsregel bei den verschiedenen Autoren eine sehr verschiedene. Wir wollen einige diesbezügliche Äußerungen miteinander vergleichen. De Vries (Mutth. II. S. 17) sagt: „Mendel griff aus den verschiedenen Differenzpunkten, durch welche einige Dutzend Erbsensorten sich kennzeichneten, sieben heraus, untersuchte ihr Verhalten bei Kreuzungen und fand, daß sie dabei ganz bestimmten Gesetzen folgen, voneinander aber durchaus unabhängig sind. — Diese gegenseitige Unabhängigkeit erkannte er als das Hauptergebnis seiner achtjährigen, mühsamen Versuchsreihe“ und Correns führt aus (1912, S. 50): „Aus den zuletzt besprochenen Versuchen mit Bastarden, deren Eltern sich in zwei und mehr Punkten unterscheiden, geht die Selbständigkeit der Merkmale, die das Bild eines Individuums zusammensetzen, hervor. Das ist wohl das wichtigste Ergebnis der Untersuchungen Mendels. Denn diese Selbständigkeit der Merkmale beweist, daß auch die Anlagen selbständig sind.“ Ähnlich äußert sich Goldschmidt (1913). Baur dagegen sagt (1914 S. 69): (nach Erörterung der monohybriden Spaltung): „Diese Annahme, daß ein solcher Bastard zweierlei Sexualzellen bildet, — zweierlei männliche sowohl wie zweierlei weibliche — und zwar zu je 50⁰%, ist der Kernpunkt der Mendelschen Theorie. Alles andere ist erst sekundär und unwichtig,“ worunter dann, wie wir weiter folgern müssen, natürlich das später (S. 84) erörterte Gesetz der Unabhängigkeit der Merkmale fällt.

Ganz allgemein wird dann heute noch, im Anschluß an Lang, als besondere Mendelsche Regel das Gesetz der Uniformität der F₁ hinzugefügt. Es besagt, daß der Bastard zwischen zwei wirklich reinen Sippen unter denselben äußeren Bedingungen auch stets dasselbe Aussehen hat. Dieses Gesetz finden wir beispielsweise bei Correns, (Vererbungsgesetze 1912 S. 28), Haecker (1912 S. 222) u. a.

Was folgt nun aus diesen Auseinandersetzungen für die Anwendung des Wortes „mendeln“? Das Wort „mendeln“ muß doch, wie de Vries

sehr richtig darlegte, besagen, ein Merkmal oder eine Anlage folgt bei der Bastardierung den Mendelschen Gesetzen. Auch Correns sagt: (1912, S. 12) „Ein Bastard ‚mendelt‘ heißt soviel als: er folgt den von Mendel entdeckten Gesetzen.“ In demselben Buche aber werden die drei Mendelschen Gesetze formuliert, wie wir es oben taten als

1. Gesetz der Uniformität der F_1 ,
2. Spaltungsgesetz,
3. Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale und Anlagen,

(vgl. hierzu auch Correns in Roux, Terminologie 1912).

Hiernach ist nicht zu bezweifeln, daß Correns nur dann sagen wird, ein Bastard mendelt, wenn die F_1 uniform ist, wenn das Spaltungsgesetz und das Gesetz der Selbständigkeit der Anlagen erwiesen sind. Bei genauerem Zusehen lehrt ja allerdings die neuere Forschung, daß mendeln in diesem vollständigen Sinne bisher in relativ noch recht wenigen Fällen festgestellt ist.

Und so erkennen wir denn auch bei weiterer Durchsicht der Literatur, daß das Wort „mendeln“ durchaus nicht immer im vollständigen Sinne verwandt wird, sondern häufig in unklarer oder auf einen Teil der Mendelschen Gesetze beschränkter Weise.

In seiner experimentellen Vererbungslehre in der Zoologie sagt Lang (S. 37): „Eine Übersicht über die zahlreichen Merkmale bei Pflanzen und Tieren, bei denen „Mendeln“, alternative Vererbung, experimentell sicher nachgewiesen ist . . .“ Lang spricht also schon immer dann von „mendeln“, wenn es sich nur um alternative Vererbung handelt, ganz gleichgültig ob die Merkmale abhängig oder unabhängig voneinander vererbt werden. In diesem Sinne finden wir das Wort „mendeln“ sehr häufig für zygotische Spaltung allein stehen. So setzt weiter Haecker (1912, S. 234) mendelnde = alternative Vererbung, und Jost (3. Aufl. S. 510) sagt bei Erörterung des Spaltungsgesetzes (sensu stricto): „Es liegen einige sichere Beobachtungen vor, die zeigen, daß es auch nicht oder anders spaltende Bastarde gibt. Solche nicht mendelnde Bastarde“ — usw. Es liegt nahe, hier spalten gleich mendeln zu setzen. Und Ziegler (1918, S. 98) sagt: „Das Gesetz der alternativen Vererbung, welches gewöhnlich als Mendelsche Regel bezeichnet wird.“

Auch Baur braucht das Wort „mendeln“ in diesem einfachen Sinne. In seiner Vererbungslehre führt er es in folgender Weise ein (1913, S. 84): „Wir sehen also, daß die beiden Unterschiede der zwei ursprünglich gekreuzten Rassen ganz unabhängig voneinander sich auf die Gameten des Bastardes verteilen, oder wie man zu sagen pflegt, ganz unabhängig

voneinander mendeln.“ Wenn Baur von Merkmalen spricht, welche unabhängig voneinander mendeln, so meint er offenbar auch hier mit mendeln zygotisch spalten. Denn brauchte er das Wort mendeln im Gesamt-sinne aller drei Mendelschen Gesetze also auch desjenigen von der Unabhängigkeit der Merkmale, so bedürfte es nicht des Zusatzes „unabhängig“ zu mendeln.

Zahlreiche Autoren sprechen wie Baur von unabhängig oder selbständig mende[n]den Merkmalen oder Anlagen. Ein Blick in die Literatur überzeugt davon.

Nun wäre es ja wohl ziemlich nebensächlich, der Anwendung des Wortes „mendeln“ hier eingehend nachzuspüren, wenn die beiden Mendelschen Gesetze, das Spaltungsgesetz und das Gesetz der Unabhängigkeit der Merkmale wirklich unbeschränkte und stets gleichmäßige Gültigkeit hätten, oder wenn, wie Correns anfangs meinte, zygotische und seirolytische Spaltung in derselben Weise erfolgten. Immer mehr aber hat sich in neuerer Zeit gezeigt, daß beides nicht der Fall ist: einmal kennen wir heute für beide Regeln Fälle, in denen sie nicht zutreffen. Dabei beziehen sich die Fälle auf ganz verschiedene Merkmale und Organismen: zum andern aber müssen wir immer mehr annehmen, daß beide Regeln ganz verschiedene Grundlagen haben. Damit aber wird es dringend geboten, wie wir sehr bald erkennen werden, das Wort „mendeln“ in seiner Verwendung scharf zu begrenzen und scharf von spalten zu unterscheiden.

Es war ja schon Correns, welcher im Jahre 1900 in seinem Aufsatz über die Levkojenbastarde auf die Grenzen der Mendelschen Regel hinwies und für den Levkoj erwiesen zu haben glaubte, daß bestimmte Merkmale sich bei der Spaltung nicht voneinander trennten oder zu trennen brauchten, sondern konjugiert oder verkoppelt übertragen werden. Dies führte ihn zur Trennung der zygotischen und seirolytischen Spaltung. Wie sich nun dieser spezielle Fall auch nach den neueren Untersuchungen von Saunders verhalten mag, die Zahl der Fälle, in denen wir verkoppelte Merkmale kennen gelernt haben, welche nicht unabhängig voneinander übertragen werden, obgleich sie der Mendelschen Spaltungsregel folgen, hat sich unablässig vermehrt. Es erhebt sich nun die Frage: Können wir bei solchen verkoppelten Merkmalen auch von mendeln sprechen oder ist das nicht mehr möglich?

Es wird da zunächst zweckmäßig sein, uns die in Frage kommenden Stellen bei Mendel selbst nochmals kurz vor Augen zu führen. Es sind das in erster Linie die folgenden Sätze:

1. „Es unterliegt daher keinem Zweifel, daß für sämtliche in die Versuche aufgenommenen Merkmale der Satz Gültigkeit habe: die Nachkommen der Hybriden, in welchen mehrere wesentlich verschiedene Merkmale vereinigt sind, stellen die Glieder einer Kombinationsreihe vor, in welchen die Entwicklungsreihen für je zwei differierende Merkmale verbunden sind. Damit ist zugleich erwiesen, daß das Verhalten je zwei differierender Merkmale in hybrider Verbindung unabhängig ist von den anderweitigen Unterschieden an den beiden Stammpflanzen.“ (S. 22.)

2. „Alle konstanten Verbindungen, welche bei *Pisum* durch Kombinierung der angeführten 7 charakteristischen Merkmale möglich sind, wurden durch wiederholte Kreuzung auch wirklich erhalten. Ihre Zahl ist durch $2^7 = 128$ gegeben. Damit ist zugleich der faktische Beweis geliefert, daß konstante Merkmale, welche an verschiedenen Formen einer Pflanzensippe vorkommen, auf dem Wege der wiederholten künstlichen Befruchtung in alle Verbindungen treten können, welche nach den Regeln der Kombination möglich sind.“ (S. 22.)

3. „Das Gesetz der Kombinierung der differierenden Merkmale, nach welchem die Entwicklung der Hybriden erfolgt, findet demnach seine Begründung und Erklärung in dem erwiesenen Satze, daß die Hybriden Keim- und Pollenzellen erzeugen, welche in gleicher Anzahl allen konstanten Formen entsprechen, die aus der Kombinierung der durch Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen.“ (S. 31.)

Die hier angeführten Sätze sprechen doch so klar, wie nur irgend möglich aus, daß das Gesetz von der unabhängigen Kombinierung der Merkmale einer der Grund- und Eckpfeiler des Mendelismus ist und daß dort, wo es keine Unabhängigkeit der Merkmale sondern verkuppelte Merkmale gibt, der Mendelismus als solcher und auch das Mendeln aufgehört hat.

Die Autoren, welche sich zuerst mit Koppelungsfragen beschäftigt haben, sind denn auch durchaus dieser Ansicht. Einige Beispiele sollen das erweisen.

In seiner schon mehrfach genannten Arbeit über die Levkojenbastarde spricht Correns von einer Beschränkung der Spaltungsregel, wenn der eine Teil, die seiolyte Spaltung, nicht statthat. Daß aber eine verschieden häufige Bildung von Sexualzellen bestimmter Veranlagung auch nach Correns der Mendelschen Gesamtregel widerspricht, das geht aus dem folgenden Satze hervor (1902, S. 169): „Es liegt das Wesentliche der Spaltungsregel (allgemeiner Verwendung) nach Mendel selbst darin, daß die verschiedenen Keimzellen in gleichen Zahlen gebildet

werden“. Mendel selbst aber drückt dies so aus: „Es ist daher auf experimentellem Wege die Annahme gerechtfertigt, daß die Erbsenhybriden Keim- und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen konstanten Formen entsprechen, welche aus der Kombinierung der durch Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen.“ Wenn man also bei verkoppelten Merkmalen von mendeln sprechen wollte, so würde man ja demnach das Wesentliche der Mendelschen Regel, wie Correns sagt, außer acht lassen.

Daß auch de Vries von Anfang an die Mendelschen Regeln als ungültig bezeichnete, sobald verkoppelte Merkmale in Frage kommen, geht zweifellos aus folgendem Satze hervor: (Matth. II 193) „Correns kreuzte *Matthiola incana* DC. und *Matthiola glabra* DC. und fand, daß ebenso wie bei den Erbsen, bei *Lychnis* und vielen anderen Pflanzen ein Teil der differierenden Merkmale den Mendelschen Gesetzen folgt, ein anderer Teil aber nicht.“

In der neueren Vererbungsliteratur ist das anders geworden. Man spricht hier auch sehr allgemein von mendeln bei verkoppelten Merkmalen. Ich führe statt vieler wieder ein Beispiel aus Baur's Vererbungslehre an: (S. 154): „Eine weitere Gruppe von Tatsachen bilden sehr eigentümliche Besonderheiten bei der Verteilung der einzelnen selbständig mendelnden Erbinheiten auf die Sexualzellen eines Bastardes, die man als Koppelung bezeichnet.“

Hier wird von einzelnen, selbständig mendelnden Erbinheiten gesprochen, welche aber bei der Verteilung auf die Gameten verkoppelt sein können. Wir sehen hier das Wort „mendeln“ wieder nicht in seiner von uns als vollständig erkannten Bedeutung angewandt, sondern mit dem meiner Meinung nach adverbialen Pleonasmus „selbständig“! Zum andern aber tritt die die Vererbungslehre bisher beherrschende Anschauung, von den einzelnen Erbinheiten, welche teils selbständig, teils verkoppelt verteilt werden können, besonders klar hervor. Wir kommen auf das Letztere sogleich noch wieder zurück.

Dasselbe gilt von dem Satze Baur's aus neuester Zeit: (Ber. 1918, S. 108): „Sicher nicht mendelnde Rassenunterschiede kenne ich bei *Antirrhinum* bisher nur zwei. Alle übrigen, weit über tausend Rassenunterschiede lassen sich zurückführen auf rund 40 Grundunterschiede (Gene, Faktoren, Erbinheiten).“

Diese Grundunterschiede mendeln z. T. völlig unabhängig voneinander, z. T. zeigen sie untereinander eine teilweise Koppelung und z. T. zeigen sie eine absolute Koppelung.“

Daß nun absolut verkoppelte Merkmale nicht mendeln, d. h. unabhängig spalten können, kann nach unseren Auseinandersetzungen kaum bezweifelt werden.

Wenn aber dann Renner im Zusammenhange mit seiner Komplextheorie von mendeln spricht, so verliert das Wort vollends seine ursprüngliche Bedeutung. Man vergleiche beispielsweise den folgenden Satz (1917, S. 279): „Augenscheinlich ist die Zahl der selbständig mendelnden Faktoren abhängig von dem Verhältnis der Komplexe, denen man die Möglichkeit gibt, miteinander zu reagieren. Ein äußerster, bei den *Oenotheren* vielleicht überhaupt nicht verwirklichter Grenzfall wäre ein Aufmendeln nach sämtlichen unterscheidenden Erbeinheiten bis auf den identischen Grundstock hinunter, den wir bei verwandten Sippen wohl annehmen dürfen.“ Betrachten wir diesen Satz näher. In seinem ersten Teil wird das Wort mendeln = spalten benutzt, aber durch „selbständig“ zugleich angezeigt, daß es sich um unabhängiges Spalten handeln muß, welches aber wieder von den verschiedenen Komplexen abhängig sein soll. Das Aufmendeln im zweiten Teil des Satzes bedeutet aber, hier ohne selbständig, unabhängiges spalten, also mendeln, wobei allerdings nach unseren heutigen Anschauungen sehr zweifelhaft bleiben muß, ob auch bei den *Oenothera* verwandten Sippen ein Aufmendeln sämtlicher unterscheidender Erbeinheiten usw. stattfinden dürfte.

Für die *Oenotheren* hat ja auch Lotsy (1917) in vollkommen richtiger Erkennung der Sachlage im Anschluß an Renners Komplextheorie eine de Vriessche Spaltung der Mendelspaltung gegenüberstellt. Daß dieser Begriff mit der Aufgabe der Komplextheorie wieder hinfällig wird, ist eine andere Sache, auf die sich erübrigt, hier näher einzugehen (vergl. dazu Lehmann, 1920). Wir sehen, daß durch diese verschiedene Verwendung des Wortes „mendeln“ die Sachlage nicht gerade übermäßig geklärt wird.

Ich glaube, daß die so außerordentliche Bedeutung Mendels dazu geführt hat, wie das wohl ähnlich häufig auch anderwärts der Fall ist, die Verwendung des Wortes „mendeln“ über den eigentlichen Bereich seiner Gültigkeit zu erweitern.

Sowie man nun aber an die Beziehungen denkt, welche zwischen Vererbungsfaktoren und Chromosomen erkannt wurden, tritt die Bedeutung einer sinngemäßen Erfassung des Wortes „mendeln“ besonders klar in den Vordergrund. Ich brauche hier nicht auf die allgemeinen Beziehungen einzugehen, welche zwischen Chromosomen und Vererbungsfaktoren seit Boveri, Correns, Sutton u. a. konstruiert wurden. Für

uns steht der Unterschied zwischen spalten und mendeln im Vordergrund des Interesses.

Es war ja zunächst Sutton (1902), welcher in der heute noch allgemein vertretenen Weise das Mendeln auf die Trennung der väterlichen und mütterlichen Chromosomenpaarlinge und Verteilung derselben auf die Keimzellen nach den Gesetzen des Zufalls in die Wissenschaft einführte.

Mit dieser Anschauung waren gewisse Bedenken verknüpft. Dieselben sprechen sich besonders deutlich in den folgenden Sätzen von Heider und Correns aus. Heider sagt (1906, S. 35): „Wie gering wir aber auch immer die Zahl der Anlagen uns denken mögen, so werden wir doch auf jeden Fall annehmen müssen, daß jedes Chromosom mehrere derselben in sich birgt. Solche Anlagen könnten nach unserer Annahme nur gemeinsam übertragen werden und es müssen dann die betreffenden Merkmale immer vereinigt erscheinen. Wir kennen zahlreiche Fälle derartiger Korrelation und man hat von Konjugation oder gekoppelten Merkmalen gesprochen“ und Correns sagt (1906, S. 25): „daß wir die Träger der mendelnden Eigenschaften nicht in den ganzen Chromosomen suchen dürfen, sondern in kleineren Teilen derselben. Wissen wir doch durch die Untersuchungen eines Schülers Strasburgers, daß die generativen Zellen der Erbse nur sechs Chromosomen enthalten, während wir bei ihr schon sieben (oder acht) spaltende Merkmale kennen.“ In diesem Satze tritt der Unterschied zwischen spalten und mendeln ganz deutlich hervor.

Es ist sodann bekannt genug, wie diese Bedenken noch Johannsen in der zweiten Auflage seiner Elemente (1913) zu einer weitgehenden Skepsis gegenüber der Theorie von Beziehungen zwischen Genen und Chromosomen führten. Der folgende Satz läßt das klar erkennen (S. 600): „In diesem Falle hätte die Vorstellung, daß je einer der Chromosomen „Sitz“ oder „Träger“ eines genotypischen Elementes sei, a priori eine gewisse Wahrscheinlichkeit — und man hat auch früher daran gedacht, die Faktorensplaltungen und Neukombination nach Kreuzung durch Chromosomentrennungen und Neukombination zu erklären. Indem aber wohl immer viel zahlreichere genotypische Faktoren als Chromosomen in einer Gamete vorhanden sind, ist der angeführte Gedanke aufzugeben. Und die Koppelungen helfen auch hier nicht; schon weil Koppelungen zuweilen gar nicht absolut sind. Jedenfalls müßte demnach ein „Austausch“ von Elementen zwischen je zwei gepaarten Chromosomen z. B. in der Synapsis angenommen werden — dabei geht aber die Individualität der Chromosomen verloren.“

Man stand ja nun aber im ersten Beginne dieses Jahrhunderts noch keineswegs so fest auf dem Boden der Lehre von der Individualität der Chromosomen wie heute, so daß es möglich war, den Weg zur Beseitigung solcher Schwierigkeiten auf andere Weise zu suchen. Dieser Weg wird ja schon in dem obigen Satz von Correns angedeutet. Man stellte sich nicht mehr streng auf die Basis von Suttons Anschauungen von dem Zustandekommen des Genaustausches allein durch Umkombination ganzer Chromosomen, sondern die einzelnen Gene sollten zwischen den homologen Chromosomen ausgetauscht werden. Das hatte ja auch schon de Vries angenommen und Heider (1906, S. 35) sagt: „Wir müßten dann auf die Annahme von de Vries zurückgreifen, wonach bei der Chromosomenkonjugation ein Austausch einzelner Anlagen stattfindet, unter welcher Annahme eine ungemein große Zahl von Anlagenkombinationen ermöglicht wird.“ Diese Anschauung wird besonders weit von Goldschmidt ausgebaut. Sehr charakteristisch für dessen Auffassung ist der folgende Satz (1913, S. 313 ff.): „Nun besteht die Chromosomenbildung aber doch darin, daß sich die vorher im Kern zerstreuten Partikelchen aus ungeklärten Ursachen zu ihrem typischen Chromosom zusammenfinden, und zwar, wie die Zahlen- und Formenkonstanz lehrt, immer wieder die gleichen bzw. analogen und gleichzeitig die ganze Serie zu dem synaptischen Spiremfaden, der später in die Chromosomen zerfällt.“ Mit dieser Auffassung wird nun allerdings das Entscheidende, was an die Mendelsche Regel anknüpft, nämlich der unabhängige Austausch der Erbfaktoren durch die Chromosomen, vollkommen ins Gebiet des Hypothetischen verschoben, wenn es auch mit ihrer Hilfe allerdings zu einer rein dem Zufall überlassenen Verteilung der einzelnen Erbeinheiten käme. Wenn eine solche dem Zufall überlassene freie Umkombination der Erbeinheiten im Kerne bei der Chromosomenbildung wirklich stets statthätte, dann wäre wohl auch die Unabhängigkeit der Gene stets mit der zygotischen Spaltung gemeinsam, und wir hätten gar nicht besonders nötig, der doppelten Bedeutung unseres Wortes mendeln nachzugehen. Einmal aber haben wir ja schon gesehen, daß bei den verkoppelten Merkmalen eine solche freie Umkombination nicht statthat, zum andern aber wäre erst eine solche freie Umkombination von mehr Faktoren als Chromosomen zu erweisen.

Da hat ja nun aber Spillmann schon 1908 gezeigt, daß noch niemand bewiesen hat, daß mehr Gene, als die Chromosomenzahl eines Individuums beträgt, voneinander unabhängig spalten. Er hat die Literatur über *Pisum* durchgesehen und nur für 3 Gruppen von Genen ein unab-

hängiges Spalten feststellen können. Mendel hat wohl bei dieser Pflanze festgestellt, daß 7 Gene seiner Spaltungsregel folgten, nicht aber, daß sie gleichzeitig spalteten, also unabhängig voneinander wären. Ähnlich ist es bei *Antirrhinum* und anderen viel untersuchten Arten.

In erweiterter Form finden wir dasselbe bei Baur (1913, S. 286): „Aber es ist andererseits weder bei *Antirrhinum* noch irgend einem anderen Organismus ein Fall bekannt, wo gleichzeitig mehr Grundunterschiede gemeldet hätten, als die betreffende Spezies im Haplonten Chromosomen hat.“ Gelingt es uns aber nicht den Beweis zu führen, daß gleichzeitig mehr Grundunterschiede spalten oder aber mehr Grundunterschiede mendeln, als die betreffende Spezies im Haplonten Chromosomen hat, finden wir vielmehr eine größere Anzahl von Merkmalen bezw. Genen nur zygotisch spalten, als unabhängig spalten oder mendeln, dann mendeln folgerichtig nicht nur Gene, sondern Gengruppen. Ob aber Einzelgene mendeln, können wir ja ohne Feststellung der unabhängigen Spaltung gar nicht feststellen. Damit ist aber, streng genommen, gezeigt, daß weder Mendel, noch bisher einer seiner Nachfolger das Vorhandensein unabhängig spaltender Einzel-faktoren oder Einzelgene auf dem Wege der freien Kombination überhaupt erwiesen hat, sondern höchstens das Vorhandensein unabhängig voneinander ausgetauschter Gengruppen oder Merkmalsgruppen. (Vgl. dazu auch Johannsen, 1913, S. 601 und Kajanus, 1914, S. 218/19.) Dies ist aber mit Hinblick auf die so weit verbreiteten Anschauungen über einzelne, selbständige Gene, unit-Factors oder denen Ähnliches von grundlegender Wichtigkeit.

Nun haben uns ja aber die hervorragenden Untersuchungen von Morgan und seiner Schule, ganz auf dem Boden der Lehre von der Individualität der Chromosomen stehend, in besonders glücklicher Weise neue Wege gewiesen. Diese Arbeiten wurden vor kurzem in dieser Zeitschrift zusammengestellt, so daß wir im großen und ganzen auf dieser Zusammenstellung fußen können (vgl. Nachtsheim, 1919). Morgan und seine Mitarbeiter konnten an ihrem Arbeitsobjekt, der Fliege *Drosophila* zeigen, daß entsprechend der Anzahl der vorhandenen 4 Chromosomen 4 Gruppen von Merkmalen vorhanden sind, welche, jede Gruppe unabhängig von der anderen, nach den Mendelschen Regeln aufspalten. Die Merkmale der einzelnen Gruppen unter sich sind aber weit entfernt davon, nach den Mendelschen Regeln unabhängig voneinander aufzuspalten. Sie bleiben entweder dauernd fest verknüpft, dann spalten sie untereinander nicht unabhängig,

im Gegenteil fest gebunden von ihren Allelomorphen auf, oder aber sie werden entsprechend dem Vorgang des crossing over untereinander ausgetauscht. Hierbei entscheiden, wie Morgan und seine Schüler gezeigt haben, aber nicht die vom Mendeln her gewohnten Gesetze der Wahrscheinlichkeit, hier handelt es sich in keiner Weise um unabhängige Kombination der Merkmale und demnach ebensowenig um unabhängige Kombination der Kernerbpartikel, sondern hier sind die Merkmale im Gegenteil im höchsten Maße voneinander abhängig. Ihre Lage im ganzen Chromosom entscheidet über die Häufigkeit der Abspaltung von den übrigen, in dem Chromosom sich befindenden Anlagen oder Anlagekomplexen. Über die Bedingungen für das Zustandekommen des crossing over überhaupt wissen wir noch gar nichts. Sicher aber können wir hier nicht mehr von mendelnden Anlagen sprechen, obwohl die Anlagen offenbar mit ihren Allelomorphen spalten. Hier macht sich demnach der Unterschied in der Verwendung der Wörter spalten und mendeln besonders deutlich bemerkbar. Es wird aber auch auf diesem Wege klar, daß die Vorstellungen der Gene etwa im Sinne eines unit-factor nicht mehr auf der festen Grundlage sich befinden, wie wir das eine Zeitlang nach Mendel glaubten.

Die neusten Untersuchungen an verschiedenen Objekten stützen ja nun aber (vgl. auch Sturtevant 1915), wie sich immer mehr und mehr zeigt, die bedeutsamen Ergebnisse Morgans und seiner Schule fester und fester. Es sei hier nur an einiges wenige erinnert. Besonders einladend war es unter den zur Diskussion stehenden Gesichtspunkten von Pflanzen zunächst Canna zu Kreuzungen heranzuziehen, da Canna nur 3 Chromosomen hat. Honing hat in dieser Richtung schon 1914 über Kreuzungen mit Canna berichtet. Seine Ergebnisse zeigten, daß anscheinend nicht alle Merkmale unabhängig spalten oder mendeln; jedenfalls sprachen die Zahlenverhältnisse nicht dafür. Aus dem Referat über diese Arbeit von Sirks in dieser Zeitschrift 1914, XII, S. 248 geht aber, wie der Leser sich selbst überzeugen möge, wieder die Konfusion im Gebrauche des Wortes mendeln hervor, eine Konfusion, die gerade im Zusammenhange mit diesen Fragen besonders störend wirkt. Wenn sodann Tanaka (1916) findet, daß bei der Seidenraupe mit ihren 28 Chromosomen, trotz mehrfacher Koppelungen, die Zahl der mendelnden, also unabhängig spaltenden Merkmale viel größer ist, als bei Drosophila, so stimmt das ausgezeichnet zur Theorie. Wenn Ubisch (1918, S. 200) mitteilt, daß an der 7-chromosomigen Gerste bei 19 untersuchten Faktorenpaaren, die zum größten Teil in 2 Chromosomen liegen, schon bei 10 Koppelungen

sicher festgestellt wurden, so ist das als weitere Stütze zu betrachten. Sodann hat ja bekanntlich Baur (1918) wichtige Resultate mitgeteilt, welche mit der Morganschen Theorie übereinstimmen. Vielleicht wird auch die von Tammes (1916) gemachte Beobachtung der gegenseitigen Wirkung genotypischer Faktoren auf Grund des crossing over verständlich. Tammes hat ja gezeigt, daß die spaltenden Merkmale des Leins sich in sehr komplizierter Weise beeinflussen und durchaus nicht alle Merkmale unabhängig voneinander nach Mendel spalten. Zudem spalten dieselben Merkmale in der einen Kreuzung scheinbar unabhängig von einem anderen Merkmal auf, während sie in der anderen Kreuzung mit demselben Merkmale fest verkoppelt sind. Man kann sich das mit Hilfe des crossing over leicht verständlich machen, wie ich hier nicht weiter ausführen möchte.

Nach den Morganschen Untersuchungen spalten aber außerordentlich viel mehr Merkmale nicht unabhängig voneinander auf als selbständig. Die über 100 untersuchten Faktorenpaare bei *Drosophila* liegen in 4 Chromosomenpaaren und lassen sich in nur 4 unabhängig spaltende Gruppen bringen. Es sind also sehr viel mehr Merkmale abhängig voneinander, als unabhängig, oder es mendelt im eigentlichen Sinne des Wortes nur eine sehr geringe Anzahl. Wenn wir aber heute noch mendelnde Faktoren, also voneinander unabhängig spaltende Faktoren als die Regel ansehen und die verkoppelten als Ausnahmen (vgl. Ubisch 1918, S. 193), so beruht das jedenfalls darauf, daß mendelnde Faktoren sich durch ihre Unabhängigkeit besonders bemerkbar machen, vollständig gekoppelte aber vielleicht oft gar nicht, unvollständig gekoppelte aber nur bei häufigem crossing over leicht erkannt werden.

Auf Grund der Morganschen Untersuchungen dünkt es uns also wahrscheinlich, daß Mendelismus in seiner eigentlichen, vollkommenen Form keine allgemeine Erscheinung ist, daß er sich vielmehr, wie ich schon 1914 (S. 167) klar aussprach, als ein Spezialfall herausstellen wird. Daß das der Bedeutung Mendels und seiner Wiederentdecker, deren unvergängliches Verdienst es eben gerade ist, durch Herausgreifen der besonders klaren Spezialfälle die Kenntnis der Vererbung ein ungeheures Stück gefördert zu haben, keinen Abbruch tut, versteht sich von selbst.

Wir könnten nun vielleicht aber auch anders argumentieren. Mendel selbst bzw. seine ersten Interpreten haben sich getäuscht. Das sogenannte Gesetz der Dominanz und das Gesetz der Unabhängig-

keit der Merkmale oder Anlagen sind keine Gesetze, sondern nur Regeln mit mancherlei Ausnahmen, das Spaltungsgesetz *sensu stricto* ist aber ein eigentliches Gesetz (vgl. zu Gesetz und Regel A. Hagedoorn und A. C. Hagedoorn, 1914, S. 182), wobei wir unter Gesetz ein Naturgesetz ohne Ausnahme, etwa wie das Fallgesetz verstehen. Wir könnten dann das Wort mendeln dem Geschehen nach dem einzigen, wirklichen Mendelschen Gesetz, dem Spaltungsgesetz vorbehalten. So zweifelhaft aber dieses Vorgehen wäre, da es eben nicht den Mendelschen Gedankengängen entspricht, so würde es noch aus anderen Gründen sehr bedenklich sein. Denn es erhebt sich die Frage: ist wirklich das Spaltungsgesetz ein Gesetz in dem eben gedachten Sinne im Gegensatz zu der Regel von der Unabhängigkeit der Merkmale oder können vielleicht auch Allelomorphe unter Umständen miteinander vereinigt bleiben oder sonstige Abweichungen auftreten? Wir wollen diese Frage nunmehr in ihrer Bedeutung für die Verwendung des Wortes mendeln untersuchen.

Konstanz nach Spaltung wurde schon 1903 auf dem Boden der Chromosomentheorie von Sutton dadurch zu erklären versucht, daß die Chromosomen sich bei der Konjugation so innig miteinander verbinden, und ihre Substanz so gut vermischen, daß eine Trennung der ursprünglichen Chromosomen nicht mehr möglich ist. Sie haben ihre Verschiedenheiten ausgeglichen, so daß sie als einander gleichwertig bei der Reduktion — wenn man überhaupt von einer Reduktion reden darf — auseinander gehen und auf solche Weise das Idioplasma einer neuen Form bilden, welche letztere die Eigenschaften der Eltern vereinigt und also intermediär ist.

Auch von anderen Seiten sind solche Anschauungen, in Verbindung mit dem Mendelismus bzw. der Genenlehre ausgeführt worden. Vor allem interessant ist der Satz von Johannsen (1909, S. 426): „Die ‘konstanten’, nicht (oder jedenfalls nicht in allen Charakteren) spaltenden Bastarde sagen selbstverständlich gar nichts gegen die Annahme selbstständiger Gene überhaupt. Sie geben sogar eher eine Andeutung über die Natur der Gene. Denn wie die Spaltungserscheinungen an Auskristallisieren erinnern — mit Möglichkeit oder gar höchster Wahrscheinlichkeit für gelegentliche unreine Trennung —, so erinnert das Nichtspalten an nicht oder schwierig zu trennende Körper, wie es z. B. viele Fettstoffe sind“.

Die allgemeinen Versuchsergebnisse hatten eine solche Anschauung allerdings nicht gestützt. Einzelne Versuche, wie solche von Rosen an *Erophila* und dem Verf. an *Veronica* ließen aber doch ähnliche An-

nahmen nicht völlig ausschließen und so habe ich bei Gelegenheit der theoretischen Erörterung meiner Veronica-Untersuchungen diese Erklärungsmöglichkeit als Analogie gerade an dem Beispiel der Fettsäuren, welches ich meinem Kollegen Weinland verdankte, etwas näher ausgeführt, ohne daß mir damals der Passus aus der ersten Auflage der Johannsenschen Elemente gegenwärtig gewesen wäre. Der Krieg hatte mich zunächst verhindert, den abweichenden Spaltungsverhältnissen in F_2 bei meinen Veronica-Arten weiter nachzugehen, doch hat sich nunmehr ein sehr merkwürdiges Ausbleiben der Spaltung in F_2 nach Kreuzung pentasepaler und tetrasepaler Rassen ergeben, dessen Ursachen aber bei der immer steigenden Zahl der Erklärungsmöglichkeiten noch weiter zu untersuchen sein werden.

Indessen wir kennen neuerdings einen Fall, wo entsprechend den Vorstellungen des Autors kaum eine andere Annahme verbleibt als die, auch das Spaltungsgesetz Mendels habe keine allgemeine Gültigkeit. Bridges hat bei *Drosophila* als Non-disjunction den Vorgang beschrieben, daß die Trennung der zwei Geschlechtschromosomen während der Reifung bei einem gewissen Prozentsatz von Eiern der P_1 -Mutter unterbleibt, so daß diese beiden Chromosomen mit der Anlage für weibliches Geschlecht und allen anderen Merkmalen übertragen werden. Diese Geschlechtschromosomen bzw. Anlagegruppen folgen somit der Mendelschen Spaltungsregel nicht.

Weiter hat dann Federley auseinandergesetzt, wie Ausbleiben von Spaltung vor allem bei entfernt stehenden Formen deswegen nicht zu erwarten sei, da ja schon nahverwandte Formen Abstoßung zeigen. Vielleicht sind es aber gerade besonders ähnliche Anlagen, wie bei Bridges, welche hie und da nicht spalten, so daß von dieser zunächst nicht erwarteten Seite dem Spaltungsgesetz eine Einschränkung bevorstünde.

Daß aber durch Störung der Spaltungsvorgänge oder durch Mangel der Chromotaxis, Fehlen der Konjugation, wie sie Federley beschreibt, in gewissen Fällen auch Spaltungsvorgänge zustande kommen können, welche nicht mit den Mendelspaltungen harmonieren, will ich hier nicht im einzelnen ausführen. Die Leser dieser Zeitschrift finden das Nähere ja 1913, XI, S. 47 ff. Aber auch von dieser Seite wird uns nahe gelegt, die Worte mendeln und spalten in scharf voneinander getrenntem Sinne zu gebrauchen.

Wie mancherlei Schwierigkeiten auch nach den Untersuchungen Renners an *Oenothera* für die Erklärung dieser Vorgänge durch glatte

Spaltung auftreten, geht ja aus den mancherlei Vorstellungen von überraschenden Faktoren usw. hervor, welche Renner einführt. Schließlich läuft ja auch das crossing over Morgans der Spaltungsregel direkt zuwider.

Bei all diesen Dingen müssen wir jedenfalls immer im Auge behalten, daß die so zahlreichen nach Mendel aufgetretenen Theorien und Hypothesen, sei es nun, auf welchem Boden sie auch gestanden hätten, einmal oft recht hinfälliger Natur gewesen sind, zum anderen aber noch im Flusse sind, man denke nur an Merogonie und Komplexheterozygotie bei den Oenotheren. Es ist natürlich nicht angängig, unsere alten Ausdrücke dann stets dem jeweiligen Stand der Theorien anzupassen. Der eine versteht dann das eine, der andere das andere darunter und der Mißverständnisse ergeben sich zahlreiche. Bezüglich des Wortes „mendeln“ erscheint es mir deshalb das Richtige, es dauernd in dem Sinne zu gebrauchen, wie es sich aus Mendels Arbeit ergibt und wie es die ersten Autoren auch nach Ausschaltung der irrtümlich als Mendelsches Gesetz angesprochenen Dominanzregel aufgefaßt haben. Mendeln heißt, den Mendelschen Regeln folgen. Wo bei einer Bastardierung die eine oder andere der durchaus klar gefaßten Mendelschen Regeln nicht befolgt wird, da mendeln die Bastarde, Merkmale oder Anlagen nicht.

Für den Gebrauch der Worte mendeln und spalten kommen nach den vorhergehenden Auseinandersetzungen die folgenden Regeln in Betracht:

1. Wir können von mendeln in einem bestimmten Falle nur sprechen, wenn die Vererbung allen 3 Mendelschen Regeln folgt.
2. Wir können demnach spalten allein nie als mendeln bezeichnen.
3. Bei monohybrider Spaltung allein ist, ohne daß nähere Untersuchungen stattgefunden hätten, das Wort mendeln zu vermeiden.
4. Unabhängig oder selbständig mendeln sind Pleonasmen, deren Anwendung nur zu Unklarheiten führt.
5. Von Aufmendeln der Gene könnte nur gesprochen werden, wenn die unabhängige Spaltung aller in Frage kommenden Gene wirklich erwiesen wäre.
6. Soviel wir bis heute beurteilen können, mendeln überhaupt nicht Einzelgene, sondern nur Gengruppen.
7. Spalten im Sinne von seiolytischer Spaltung sollte überhaupt nicht mehr verwendet werden. An dessen Stelle tritt im Rahmen

unserer heutigen Erkenntnis die Individualität der Chromosomen und das Crossing-over.

Von allgemeinsten Bedeutung aber dürfte sein, daß eine scharf gefaßte Anwendung des Wortes mendeln uns mehr und mehr Einsicht darein verschaffen wird, was mit Hilfe der Mendelschen Regeln zu erkennen sein wird und was nicht.

2. Mutation — Allogonie — Idiokinese.

Ich habe a. a. O. betont, daß es zweckmäßig sei, die Bezeichnung Mutation in dem Sinne, welchen ihr de Vries früher beigelegt hat, zu verlassen. De Vries wollte mit Mutation das Neuentstehen einer Anlage, eine Genänderung, welche nicht auf Bastardierung oder vielleicht besser gesagt auf Kombinationswirkung beruht, bezeichnen.

Diesen Begriff in aller Mannigfaltigkeit unserer Vorstellungen über Vererbung und Entwicklung festzuhalten, erscheint mir von der allergrößten Bedeutung, das erhellt, wie ich neuerdings a. a. O. (Referat über Heribert-Nilssons Weidenarbeit in Zeitschr. f. Bot. 1919) auseinander setzte, im Zusammenhange mit unseren Vorstellungen über Entwicklung. Unsere heutige Deszendenztheorie läßt sich, wenigstens in dem Sinne, wie wir Entwicklung bisher verstanden haben, nur halten auf Grund der Annahme von Genänderungen progressiver Natur, also der Bildung anderer Gene neuer Anlagen. Durch Kombinationswirkung unter Aufrechterhaltung der Reinheit der Gene können wir, wie verschiedentlich gezeigt wurde, zwar eine ungeheure Mannigfaltigkeit, aber keine Fortentwicklung der Organismenwelt in unseren jetzigen Vorstellungsbahnen annehmen.

Nun stellen aber die von de Vries ursprünglich beschriebenen Beispiele, wie sich später ergeben hat, durchaus nicht alle Mutationen im Sinne von Genneubildungen dar, weiterhin aber ist die Bezeichnung Mutation seit de Vries bis heute in den allerverschiedensten Bedeutungen, in oft durchaus unklarer und verwaschener Weise gebraucht worden, so daß man heute ohne besondere Definition überhaupt nicht mehr weiß, was unter Mutation verstanden werden soll und das Wort Mutation ist als Terminus höchstens noch in sehr allgemeinem, unpräzisem Sinne verwendbar. Ich empfahl aus diesen und anderen Gründen das von Reinke eingeführte Wort Allogonie als angemessene Bezeichnung für Genänderung oder Genumbildung.

Es wird nun von Schieman in dieser Zeitschrift (1918, 20, S. 60) darauf hingewiesen, daß es doch sehr fraglich sei, ob sich das jetzt

noch erreichen läßt, nachdem sich an die „Mutationstheorie“ eine so ungeheure Literatur angeschlossen hat. Ich glaube, daß gerade diese Tatsache bei näherer Betrachtung uns dazu nötigen wird, den Begriff der Mutation im eigentlichen Sinne besonders zu benennen. Denn betrachten wir die ganze, so ungeheure Literatur über Mutationen, so ist auch nicht ein einziger Fall bekannt, welcher uns die Neubildung eines Genes ohne Kombination auch nur annähernd mit der Sicherheit beweisen ließe, als etwa das Mendeln (im oben charakterisierten Sinne) sich erweisen läßt.

Die immer steigende Komplikation, die sich in der Gattung *Oenothera* ergibt, läßt heute nach der recht einmütigen Überzeugung der neueren Autoren diese Gattung zu sicherer Feststellung der Neubildung von Anlagen nicht mehr geeignet erscheinen, wenngleich, wie ich a. a. O. (1920) gezeigt habe, theoretisch etwas mutationsähnliches zur Klärung der Verhältnisse auch heute angenommen werden muß. Über die massenhaften Mutationen bei *Drosophila* sind wir bezüglich Wesen und Ursachen noch durchaus im unklaren (vergl. Nachtsheim 1919). Die Mutationen aber, welche Baur in neuester Zeit für *Antirrhinum* beschreibt, können auch, soviel ich sehe kaum als Genneubildungen aufgefaßt werden. Baur bezeichnet als Mutation bei *Antirrhinum* (1918, S. 177) „das Auftreten von erblich von der Ausgangsrasse abweichenden Individuen aus einem anderen Grunde als Bastardspaltung“, doch offenbar im Grunde wieder eine recht andere Definition als bei de Vries. Und wir können, soweit ich sehe, die ganze moderne Literatur durchgehen, nirgends wird uns ein Fall zweifelloser Genänderungen entgegentreten. Fast in allen Fällen werden zudem, auch bei Baur, die Mutationen noch ganz ausdrücklich als Verlustmutationen bezeichnet.

Gerade die modernsten Untersuchungen Morgans lassen es aber, scheint mir, sogar keineswegs ausgeschlossen sein, daß auch in durchaus homozygotischen Biotypen gelegentlich durch Bastardspaltung (nicht mendeln) das hervorgebracht wird, was heute ohne weiteres als Mutation bezeichnet werden würde, und was zu den Mutationen sicherster Fundierung gezählt werden würde, doch aber noch weit davon entfernt sein dürfte, etwa als Allogonie oder Genneubildung ohne Kombinationswirkung erklärt werden zu können.

Stellen wir uns vor, in einer durchaus reinen Linie käme es aus uns derzeit völlig unbekannten Gründen zu einem crossing over eines von beiden Eltern gelieferten Chromosomenpaares. Wir kennen ja heute

noch nicht im mindesten die Ursachen für das Zustandekommen eines crossing over, so daß eine solche Annahme wohl diskutabel ist. Die beiden Chromosomenteile aber, welche nach dem crossing over sich neu aneinanderlegen, wollen wir weiter annehmen, stießen mit zwei Genen zusammen, welche nicht miteinander harmonierten, oder von denen das eine vom anderen vernichtet würde. Vielleicht auch, könnte man sich denken, wird beim Auseinanderbrechen hie und da ein Gen verletzt. Der Erfolg wäre phänotypisch eine Verlustmutation in einem homozygotischen Biotypus, aber nicht im mindesten eine Allogonie oder Genänderung bezw. Anlagenneubildung ohne Kombination.

Auch die scheinbar sichersten heutigen Mutationsbeobachtungen beweisen demnach noch nicht das Vorhandensein einer Allogonie. Auf Grund dieser Überlegungen erscheint es mir geboten, ein besonderes Wort für das einzuführen, was de Vries eigentlich mit Mutation bezeichnete und was anscheinend erreicht zu haben, den anfänglich so außerordentlich großen Erfolg der Mutationstheorie begründete. Das Wort Allogonie dürfte aber im Rahmen unserer jetzigen Terminologie zu diesem Zwecke besonders geeignet sein. Es ist indessen nicht ohne Bedeutung, daß auch auf dem Boden eines ganz anderen Nomenklaturgebäudes ein neues, besonderes Wort für Mutation in diesem Sinne eingeführt wurde, d. i. Idiokinese. Sollte die von Siemens dargelegte Nomenklatur zur allgemeinen werden, so würde naturgemäß Allogonie durch Idiokinese zu ersetzen sein. Vorläufig aber herrscht die Nomenklatur, die das Gen als Grundlage auffaßt und in ihrem Rahmen wird die Einführung des Wortes Allogonie zur Klärung ein Bedürfnis.

3. Klonumbildung — Metaklonose.

Im Zentralblatt für Bakteriologie, 1916, S. 289, habe ich weiterhin, wie es ja auch von anderen Seiten geschah, darauf hingewiesen, daß in allen den Fällen, wo die genotypische Beschaffenheit eines Organismus sich wegen mangelnder Sexualität nicht auf dem Wege der Bastardierung feststellen läßt, in erster Linie also bei den Bakterien, der Ausdruck Mutationen für Neubildungen im heutigen Sinne nicht anwendbar ist, da Gene sich nicht fassen lassen und Mutationen doch Genumbildungen sein sollen. Demnach können wir in allen Klonen, welche ja vegetativ fortgepflanzte und von einem Individuum ausgehende Reinzuchten darstellen, sofern sie sich nicht auf Bastardierungswegen auf ihre geno-

typische Reinheit studieren lassen, keine Mutationen oder Genumbildungen mit irgend welcher Sicherheit feststellen. Ich habe später in dieser Zeitschrift besonders noch auf die im Gruberschen Institute von Fritsch und Fürst ausgeführten Untersuchungen hingewiesen, welche meine Darlegungen durch langfristige Versuche auch praktisch besonders gut zu stützen vermögen. Ich will auf meine Gedankengänge zu dieser Frage nicht näher zurückkommen. Sie sind übrigens von bakteriologischer wie botanischer Seite verschiedentlich als zu Recht bestehend anerkannt worden. Das in der bakteriologischen Literatur weit verbreitete Wort Bakterienmutationen mußte also fallen und ist schon immer mehr verschwunden.

Ich habe nun nach einer Bezeichnung gesucht, welche für solche Umbildungen in Klonen einzuführen wäre, habe seinerzeit aber kein günstiges Wort gefunden und solche Umbildungen einfach Klonumbildungen genannt. Es ist nun von verschiedenen Seiten gegen dies auch mir unschön erscheinende Wort Einspruch erhoben worden. Ich habe deshalb nach einem besseren Ausdruck für die fragliche Erscheinung gesucht und glaube denselben in dem Worte Metaklonose gefunden zu haben, welches ich nunmehr zum Gebrauch vorschlagen möchte. Das Wort hat die verschiedensten Vorzüge. Es geht auf das griechische Wort *μετακλωνοῦν* zurück, welches sprachlich eine einwandfreie Bildung darstellt und den gewünschten Sinn, Umändern eines Klons deutlich kenntlich macht. Es liegen sprachlich wohlbekannte Parallelbildungen vor, in erster Linie in Metamorphose, Gestaltsveränderung und anderen Ausdrücken. Zugleich ermöglicht es, aus der Begriffsbezeichnung leicht die Bezeichnung für den veränderten Klon selbst oder den Organismus herzuleiten. In ähnlich geeigneter Weise wie aus Variation Variante, aus Mutation Mutante können wir hier aus Metaklonose Metaklonot (von *μετακλωνοτόν* der umgewandelte Klon) herleiten. Durch Vermeidung der deutsch-griechischen vox hybrida ist auch eine Übernahme in fremde Sprachen ohne weiteres ermöglicht.

Literatur.

Bateson, Mendels Principles of heredity. 1909.

Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl., 1913.

— Über eine eigentümliche mit absoluter Koppelung zusammenhängende Dominanzstörung. Ber. dtsch. bot. Ges., **36**, 1918, S. 107.

— Mutationen von *Antirrhinum majus*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., **19**, 1918, S. 177.

- Correns, G., Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. deutsch. bot. Ges., **18**, 1900, S. 158.
- Über Levkojenbastarde. Zur Kenntnis der Mendelschen Regeln. Bot. Centralbl., **84**, 1900. S. 97.
- Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsentypus. Bot. Ztg., **60**, 2. Abt., 1902, Sp. 65.
- Bastarde zwischen Maisrassen. Bibliotheca botanica, Heft 53, 1901.
- Über Vererbungsgesetze. 1905.
- Die neuen Vererbungsgesetze. 1912.
- in Roux, Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. 1912.
- Federley, Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten, intermediären Artbastarde und der Spermatogenese der Lepidopteren. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., **9**, 1913, S. 1.
- Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl., 1913.
- Haecker, Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl., 1912.
- Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phaenogenetik), 1918.
- Hagedoorn, A. L. und A. C., Studies on variation and selection. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., **11**, 1914, S. 145.
- Heider, Vererbung und Chromosomen. Vortrag. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte, Jena 1906.
- Honing, Kruisingsproeven met *Canna indica*. Versl. Kon. Akad. Wet. Amsterdam, Afd. Wis.- en Naturk., Deel **22**, 1914, S. 773—779.
- Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 1. Aufl., 1909, 2. Aufl., 1913.
- Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl., 1913.
- Kajanus, Zur Kritik des Mendelismus. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., **12**, 1914, S. 206.
- Lang, Experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. 1914.
- Lehmann, Über Bastardierungsuntersuchungen in der Veronicagruppe *agrestis*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 1914, **13**, S. 88.
- Bakterienmutationen, Allogonie, Klonumbildungen. Bakt. Centralbl., 1. Abt., Orig. **77**, 1916, S. 289.
- Die Pentasepalie in der Gattung *Veronica* und die Vererbungsweise der pentasepalen Zwischenrassen. Ber. deutsch. bot. Ges., 1918, **36**, S. (28).
- Über neuere Önotherenarbeiten. I. u. II. **10**, 1918, S. 517, **12**, 1920.
- Lotsy, L'Oenothère de Lamarck (*Oenothera Lamarckiana* de Vries) considérée comme chimère nucléaire. Archives néerl. des Sc. exactes et natur. S. III B, T. III. 1917, S. 324—350.
- Mendel, Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwalds Klassiker 421.
- Müller, The mechanism of crossing over. Am. Naturalist, **50**, 1916.
- Nachtsheim, Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren zytologische Grundlage. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., **20**, 1919, S. 118.
- Plate, Vererbungslehre. 1913.
- Reinke, Eine bemerkenswerte Variation der Feuerbohne nebst allgemeinen Bemerkungen über Allogonie. Ber. deutsch. bot. Ges., **33**, 1915, S. 324.
- Renner, Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., **18**, 1917, S. 121.

- Renner, Weitere Vererbungsstudien an Önotheren. *Flora*, N. F., **11**, 1918, S. 641.
- Siemens, Biologische Terminologie und rassenhygienische Propaganda. *Archiv. Rass. u. Ges. Biol.*, 1917, S. 257.
- Spillmann, Spurious allelomorphism: results of some recent investigations. *Am. Nat.*, **XLII**, 1908.
- Sturtevant, The Behavior of the Chromosomes as studied through Linkage. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.*, **13**, 1915, S. 234.
- Sutton, On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*. *Biol. Bull.*, **26**, 1902.
- Tammes, Die gegenseitige Wirkung genotypischer Faktoren. *Rec. des trav. bot. Néerl.* 1914, **40**, S. 44.
- Tanaka, Genetic Studies on the Silk worm. *Journal of the College of Agriculture Sapporo*, 1916, **7**, S. 129.
- Ubisch, Kritische Betrachtungen zur Hypothese der primären und sekundären Koppelung. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgs.*, **20**, 1918, S. 200.
- de Vries, Sur la loi de disjonction des hybrides. *C. R. Paris*, **130**, 1900, I, S. 845.
- Das Spaltungsgesetz der Bastarde. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, **18**, 1900, S. 83.
- Die Mutationstheorie. Bd. II, 1903.
- Ziegler, Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie. 1918.

Über zwei Typen von Weißrandbunt bei *Oenothera biennis* L.

Von Theo. J. Stomps, Amsterdam.

(Eingegangen am 7. Januar 1920).

Vor kurzem habe ich an anderer Stelle¹⁾ über ein aus *Oenothera biennis* durch Mutation entstandenes albomarginates Individuum berichtet, das sich ähnlich benahm, wie Baur's *Pelargonium zonale albomarginatum*²⁾. Es erzeugte einen grünen Seitensproß, der sich dauernd grün erhielt; aus durch Selbstbestäubung von den weißrandigen Zweigen gewonnenen Samen traten ausschließlich ganz weiße, bald absterbende, aus den Samen des grünen Seitensprosses ausschließlich grüne Keimlinge zum Vorschein; die Kreuzung weißrand \times grün gab Anlaß zu einer vegetativen Aufspaltung der F₁-Keimpflanze in grüne und weiße Zellenkomplexe usw. Eines und das andre führte mich zum Schluß, daß das abweichende Individuum seine Entstehung einer vegetativen Mutation verdankte, welche in der allerersten Jugend unserer Pflanze in der äußeren, den äußeren Teil der Rinde erzeugenden Tochterzelle einer ursprünglich gewiß vorhandenen und sich periklin teilenden „Periblem-Scheitelzelle“³⁾ stattgefunden hatte, indem eine für die Entwicklung des Chlorophyllfarbstoffes unentbehrliche Eigenschaft plötzlich in den latenten oder inaktiven Zustand übertrat, und zwar nicht etwa aus dem aktiven, sondern aus einem besonderen, wohl am besten mit dem Namen perlabil zu belegenden Zustande. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle ganz kurz einige ergänzende Bemerkungen anläßlich neuer Beobachtungen zum besten zu geben.

¹⁾ Theo. J. Stomps, Über die verschiedenen Zustände der Pangene. Biol. Centrbl., Bd. 37, N 4, 1917, S. 161—177.

²⁾ E. Baur, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort“ von *Pelargonium zonale*. Ztschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., Bd. I, 1908/09, S. 330—351.

³⁾ Vergl. Douliot, Ann. d. Sc. nat., 7. Sér., T. XI, 1890.

In meiner vorigen Mitteilung in bezug auf das Weißbrandbunt der *Oenothera biennis* war ich noch nicht imstande, Angaben über die Nachkommenschaft von aus der Verbindung weißrand \times grün hervorgegangenen gescheckt bunten Pflanzen zu machen. Das bin ich nun wohl dank der Tatsache, daß im vorigen Jahre (1918) eine solche Pflanze in meinem Versuchsgarten geblüht hat, allerdings nicht ein Individuum, das durch die Bestäubung der oben gemeinten albomarginaten Pflanze mit „grünem“ Pollen erhalten worden war. Gescheckt bunte Pflanzen kommen ihrer Schwäche zufolge im ersten Jahre ihres Daseins nicht leicht zur Blüte und sind schwer zu überwintern. Infolgedessen war es mir nicht vergönnt, im Jahre 1917 auch nur eine einzige solche Pflanze aus der Nachkommenschaft weißrand \times grün zu studieren. In demselben Jahre trat aber durch Mutation innerhalb einer sonst rein grünen Kultur einer Kreuzung von *Oenothera biennis* mit der aus ihr entstandenen *Biennis Crucjata* eine neue gescheckt bunte Pflanze auf, welche zwar noch nicht zur Blüte gelangte, aber sich überwintern ließ, wohl dank dem Umstande, daß sie nur in geringem Grade bunt war. In jeder Hinsicht glich sie einer gescheckt bunten Pflanze aus der Kreuzung weißrand \times grün und sie nahm offenbar ihren Ursprung aus der Vereinigung einer normalen Keimzelle und einer in derselben Weise in „weiß“ mutierten, wie bei der Entstehung einer albomarginaten Pflanze die äußere Tochterzelle einer ursprünglichen „Periblemscheitelzelle“. Im vorigen Jahre (1918) hat dann die Pflanze geblüht und habe ich Bestäubungen vorgenommen, über deren Resultate jetzt einiges mitgeteilt werden kann.

A priori ließ sich erwarten, daß sowohl das grüne, wie das weiße Gewebe meiner gescheckt bunten Pflanze sozusagen Selbständigkeit erlangt haben würden. Die Untersuchungen Bours haben ja für *Pelargonium zonale* bereits gelehrt, daß weißes Gewebe, wenn einmal abgespalten, weiterhin nur noch weiße Nachkommenschaft gibt. Von diesem Gedanken ausgehend habe ich jede Blüte für sich mit dem eigenen Pollen bestäubt, was sich durch Isolieren mittels kleiner Pergamentbeutelchen ohne weiteres bewerkstelligen läßt, die Samen getrennt geerntet und in diesem Frühjahr (1919) getrennt ausgesät. Im ganzen habe ich 19 Blüten in dieser Art und Weise behandelt. Einige fanden sich in den Achseln grüner Blätter, andere in den Achseln von Blättern, die als nahezu grün gelten konnten, wieder andere wurden von ziemlich bunten oder stark bunten Blättern gestützt. Selbstverständlich wurde genau notiert, wie das Tragblatt jeder Frucht ausgesehen hat. In

Tabellenform möge jetzt gezeigt werden, wie die aus jeder einzelnen Frucht gezogene Nachkommenschaft sich in diesem Frühjahr zusammensetzte.

Nr. der Frucht (von unten nach oben)	Aussehen des Tragblattes	Zusammensetzung der Nachkommenschaft		
		grüne Keimpflanzen	gescheckt bunte Individuen	weiße bald abgestorbene Keimlinge
1	grün	29	—	—
2	"	39	—	—
3	nahezu grün	32	—	—
4	grün	47	—	—
5	nahezu grün	85	—	5
6	" "	54	—	—
7	grün	33	—	—
8	"	38	—	—
9	stark bunt	13	11	65
10	nahezu grün	109	—	—
11, 12, 13	" "	176 zus.	—	—
14	ziemlich bunt	45	—	—
15, 16	nahezu grün	172 zus.	—	—
17	ziemlich bunt	60	6	16
18	" "	65	12	—
19	nahezu grün	68	—	—

Aus dieser Tabelle ist sofort ersichtlich, daß Früchte, welche in den Achseln grüner oder wenig bunter Blätter sich fanden, im allgemeinen nur grüne Nachkommen ergaben. Eine Ausnahme macht bloß die Frucht Nr. 5, aber hier fällt die große Zahl der hervorgebrachten Samen auf und die Zahl der nicht grünen Keimpflanzen war sehr gering. Dagegen wurden von Früchten, deren Tragblätter als ziemlich oder stark bunt bezeichnet wurden, zahlreiche gescheckt bunte, offenbar aus der Begegnung einer „grünen“ und einer „weißen“ Keimzelle hervorgegangene, und weiße, bald abgestorbene, aus der Vereinigung zweier „weißen“ Geschlechtszellen entstandene Keimlinge erhalten. Namentlich gilt dies für die Frucht Nr. 9, in geringerem Grade für die Früchte 17 und 18. Eine Ausnahme macht die Frucht Nr. 14, von der bloß 45 grüne Keimpflanzen erzeugt wurden, aber diese Zahl ist wiederum eine geringe und falls sie größer gewesen wäre, wären wohl auch gescheckt bunte oder weiße Keimlinge zum Vorschein getreten. In diesem Zusammenhang möge noch darauf hingewiesen werden, daß vielleicht welche von den ganz winzigen weißen Keimlingen übersehen worden sind, und die

Zahl der gescheckt bunten Individuen sich vermutlich auch etwas höher stellte, als hier angegeben wurde, letzteres weil das Bunt oft erst sehr spät sichtbar wird und somit wohl Pflanzen zu den grünen gerechnet wurden, die später das Bunt dargeboten haben würden. Der Schluß erscheint danach berechtigt, daß in einer gescheckt bunten, aus der Verbindung weiß \times grün hervorgegangenen Biennis-Pflanze tatsächlich, ebenso wie in geschecktbunten Pelargonien, die weißen und die grünen Zellenkomplexe einen definitiven Zustand erreicht haben, der sich auf die Nachkommenschaft zu vererben imstande ist. Die Übereinstimmung zwischen den an *Pelargonium zonale albomarginatum* und *Oenothera biennis albomarginata* zu beobachtenden Erscheinungen wird in dieser Weise zu einer noch vollkommeneren.

Man wird mir vielleicht noch entgegenhalten wollen, daß ich versäumte, nachzuweisen, nicht mit einer albomaculaten Pflanze zu tun gehabt zu haben. In der Tat ist auch für das albomaculata-Bunt, wie es zuerst von Correns¹⁾ an *Mirabilis Jalapa* studiert, sodann von Baur²⁾ für *Antirrhinum* erwähnt und zuletzt von Gregory³⁾ bei *Primula sinensis* untersucht wurde, charakteristisch, daß aus grünen Teilen nur grüne, aus nicht grünen nur nicht grüne Nachkommen hervorgehen, während aus den marmorierten wieder albomaculate nebst grünen und weißen Individuen zum Vorschein treten. Ich möchte da aber erwidern, daß der Typus meiner Pflanze mir bereits bekannt war und so genau mit dem durch die Kreuzung weißrand \times grün erhaltenen übereinstimmte, daß Zweifel an der Identität gar nicht aufkam. Außerdem möchte ich mir erlauben, zu bemerken, daß es mir bis jetzt nicht möglich war, die Überzeugung zu gewinnen, daß in dem sogenannten albomaculata-Bunt etwas von dem bei Pelargonium und Oenothera beobachteten gescheckt-Bunt prinzipiell Verschiedenes vorliegt. Eine kurze Erläuterung dürfte angebracht sein und möge deshalb folgen.

Was zunächst den von Correns eingehend studierten Fall der *Mirabilis Jalapa albomaculata*⁴⁾ anbetrifft, so war hier besonders auf-

¹⁾ C. Correns, Vererbungsversuche mit blaß(gelb-)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Ztschr. f. ind. Abst.- und Vererbungs., Bd I, 1908/9, S. 291—330.

²⁾ E. Baur, Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*. Ztschr. f. ind. Abst.- und Vererbgs., Bd. III, 1910, S. 93—98.

³⁾ R. P. Gregory, On variegation in *Primula sinensis*. Journal of Genetics, Bd. IV, 1914/15, S. 305—321.

⁴⁾ Siehe auch C. Correns, Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Ztschr. f. ind. Abst.- und Vererbgs., Bd. II, 1909, S. 331—340.

fällig, daß die Kreuzung weiß ♀ \times grün ♂ nur rein weiße bald absterbende, die Verbindung grün ♀ \times weiß ♂ lauter grüne Pflanzen ergab, während man auf Grund der Beobachtungen Baur's als Resultat beider Kreuzungen grüne, gescheckte und weiße Keimlinge erwartet hätte. Dies führt Correns zu der Annahme, daß die weißen Stellen einer albomaculaten Pflanze sich durch einen krankhaften Zustand des Protoplasmas kennzeichnen würden. Nimmt man weiter an, daß der männliche Kern unbegleitet von Protoplasma aus dem Pollenschlauch in die Eizelle übertritt, so wird die beobachtete „Vererbung nur durch die Mutter“ in der Tat einigermaßen verständlich. Zwar traten nach der Bestäubung „weißer“ Blüten mit normalem Pollen bisweilen auch vereinzelte gescheckte bunte Pflanzen in die Erscheinung, aber dies würde darauf beruhen, daß die Eizellen ein nur „teilweise krankes Plasma“ führten, und immer wurden dann in der Nähe der Blüten grüne Fleckchen gesehen.

Ich kann mich mit der Anschauung Correns' durchaus nicht einverstanden erklären. Krank ist ein vorübergehender Zustand, der durch äußere Umstände herbeigeführt wird. Ist ein abnormaler Zustand anderer Natur, so darf man meiner Meinung nach das Wort krank gar nicht anwenden. Dies steht aber für mich fest, daß eine albomaculata Pflanze keine Modifikation darstellt, sondern infolge einer Mutationserscheinung hervorgerufen wurde.

Es ist eine Eigenschaft, die das weiße Gewebe einer albomaculaten Pflanze kennzeichnet, und zwar offenbar eine latente Eigenschaft. Stellt man nun die reziproken Verbindungen weiß \times grün her, so bringt man diese Eigenschaft zusammen mit dem für *Mirabilis Jalapa* normalen Zustande und erhält als merkwürdiges Resultat, daß der Bastard in einen wie im anderen Falle matroclin ausfällt. Ist das nun aber so etwas Besonderes, daß es notwendig wird, seine Zuflucht zu der Hypothese des kranken Plasmas zu nehmen? Ich glaube nicht und weise z. B. auf eine Erfahrung, die der amerikanische Forscher Bartlett¹⁾ bei Kreuzungsversuchen mit gewissen, sich selbst schon in der noch geschlossenen Blütenknospe bestäubenden und folglich einwandfrei in reinen Linien zu züchtenden *Oenothera*-Arten und ihren Mutanten machte: Mutante \times Art gab die Mutante, Art \times Mutante dagegen die Art. Auch eigene, noch nicht abgeschlossene Untersuchungen an *Oenothera biennis* lassen es mir sehr gut möglich erscheinen, daß im Falle einer alboma-

¹⁾ H. H. Bartlett, The Status of the mutation theory with especial reference to *Oenothera*. Am. Natur., Bd. 2, 1916, S. 513–529.

culaten Pflanze weiß (= Mutation) \times grün (= normal) weiß und grün \times weiß grün geben könnte, auch wenn dem Protoplasma keine Bedeutung für die Vererbung zukommen würde.

Aber weiß \times grün gibt nicht einmal immer weiß, wie deutlich aus dem gelegentlichen Auftreten gescheckt bunter Individuen hervorgehen dürfte. Es ist mir vollständig unmöglich, einzusehen, wie eine Eizelle dank der Anwesenheit eines „teilweise kranken“ Plasmakörpers zu der Entstehung einer neuen albomaculaten Pflanze Anlaß geben könnte. Wie müßte man sich die dazu erforderliche Entmischung in „kranke“ und „gesunde“ Partien vorstellen, wo das Protoplasma doch immer in strömender Bewegung ist, wie eine oft wiederholte Entmischung, notwendig, weil eine albomaculate Pflanze zahlreiche „kranke“ Stellen inmitten grünen Gewebes und umgekehrt aufzuweisen pflegt? Die Sache ist wohl die, daß auch hier, ebenso wie bei *Pelargonium* und *Oenothera*, nach der Befruchtung von „weißen“ Eizellen mit „grünem“ Pollen eine vegetative Aufspaltung in grüne und weiße Zellenkomplexe einsetzt, nur mit dem graduellen Unterschiede, daß jetzt weitaus die meisten Individuen vollständig weiß ausfallen. Man verstehe mich also wohl: ich trete durchaus nicht für eine völlige Identität des albomaculata-Bunts mit dem bei *Pelargonium* und *Oenothera* beobachteten gescheckt-Bunt ein, möchte namentlich nicht behaupten, daß eine normale *Mirabilis Jalapa*-Pflanze sich durch den Besitz einer ebensolchen perlabilen Chlorophyll-Eigenschaft kennzeichnet, wie man sie in *Pelargonium* und *Oenothera* wohl anzunehmen gezwungen ist, aber ich bestreite, daß es einen prinzipiellen Unterschied zwischen den an *Mirabilis* einerseits, an *Oenothera* und *Pelargonium* anderseits beobachteten Erscheinungen gibt.

Versuchen wir, uns eine Vorstellung zu machen in bezug auf das erste Entstehen einer albomaculaten Pflanze aus einer normalen Ausgangsrasse, so werden wir in unserer Auffassung bestärkt. Nach Correns müßte man also annehmen, daß plötzlich eine „teilweise kranke“ Eizelle erzeugt werden kann, welche nun, in der üblichen Weise befruchtet, die gescheckt bunte Pflanze liefert, aber, so kann man fragen, wie kommt die Eizelle „teilweise krank“? Wir meinen dem gegenüber, daß *Mirabilis Jalapa*, ebenso gut wie *Pelargonium zonale* und *Oenothera biennis*, imstande ist, in Weiß mutierte Keimzellen hervorzubringen. Meistens werden diese mit normalen Keimzellen zusammentreffen und daraus werden, wie die Kreuzungsversuche lehrten, in der Regel vollständig weiße oder aber eben vollständig grüne Keimlinge resultieren. Diese werden nicht so sehr die Aufmerksamkeit auf sich ziehen und das tun bloß die hier selten auftretenden gescheckt bunten Individuen.

Eine sehr rezente Mitteilung von Correns¹⁾ über eine bunte Periklinalchimäre von *Arabidopsis thaliana* mit einer subepidermalen Schicht, welche in ihren Eigenschaften mit dem weißen Gewebe einer *Mirabilis jalapa albomaculata* übereinstimmte, hat in dieser Beziehung gleichfalls Bedeutung. Wie muß man sich diese sogenannte *Arabidopsis thaliana leucodermis* zustande gekommen denken? Durch „Krankwerden“ des Protoplasmas in der Ausgangszelle für die äußere weiße Periblemschicht? Ich sollte wieder meinen, daß ganz einfach in dieser Zelle eine für die Entwicklung des Chlorophylls unentbehrliche Eigenschaft plötzlich in den inaktiven Zustand übertrat, und der für *Arabidopsis thaliana* normale Zustand muß dann derselbe sein, welcher auch in einer normalen *Mirabilis jalapa*-Pflanze herrscht.

Seite 331 seiner Mitteilung „Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma“ bei der Vererbung weist Correns noch darauf hin, daß das albomaculata-Bunt im Vergleich zu dem gescheckt-Bunt des *Pelargonium zonale* verschiedenartig sein muß, weil bei ersterem grünes Gewebe innerhalb weißen Gewebes entstehen kann. Dieses Argument scheint mir nicht besonders kräftig zu sein, denn die Beobachtungen in bezug auf das albotunicata-Bunt (neuer von Correns vorgeschlagener Name für das Randbunt von *Pelargonium* usw.) haben gelehrt, daß Rückschläge von weiß in grün auch hier gelegentlich vorkommen. Ich denke dabei nicht so sehr an die von Baur und mir erhaltenen grünen Rückschlagssprosse, deren Entstehung eventuell noch einer, mir übrigens recht unwahrscheinlichen lokalen Zerreißung der weißen Periblemschicht zugeschrieben werden könnte, als wohl an Erscheinungen, wie Küster²⁾ sie neulich ausführlich beschrieben hat. Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß Correns selbst am Schlusse seiner ersten Arbeit über das albomaculata-Bunt eine Erklärung für die hier zu beobachtenden Erscheinungen gibt, die dem wahren Sachverhalte weit besser entsprechen dürfte, als die später von ihm gewürdigte Hypothese. Er sagt nämlich, die Tatsache, daß die Kreuzung grün \times weiß eine konstant grüne Nachkommenschaft herbeiführt, könnte darauf beruhen, daß weiß bei der Begegnung mit grün zu grün wird, und ich bin überzeugt, daß er hiermit den Nagel auf den Kopf trifft.

¹⁾ C. Correns, Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. II. Vier neue Typen bunter Periklinalchimären. Sitzungsber. d. pr. Akad. d. Wiss., 1919, XLIV, S. 820–857.

²⁾ E. Küster, Über weißrandigé Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. Biol. Zentralbl., Bd. 39, 1919, S. 212–251.

Über die oben erwähnten Arbeiten von Baur und Gregory können wir uns jetzt kurz fassen.

Baur¹⁾ meint, bei *Antirrhinum* einen Fall von albomaculata-Bunt kennen gelernt zu haben. Es ist mir aber nicht möglich, mich ohne weiteres mit ihm einverstanden zu erklären. Wenn ich die Abbildung sehe, die Baur von seiner albomaculaten Pflanze gibt, so werde ich gleich an meine gescheckt bunte *Oenothera biennis* erinnert. Auf zwei Pflanzen hat Baur Selbstbestäubungen vorgenommen: das Resultat war genau dasselbe, wie das oben beschriebene, von mir in diesem Jahre erzielte. Der Pollen von vier bunten Blüten, gebracht auf normale Griffel, ergab ihm eine rein grüne Nachkommenschaft: offenbar hätte ich eine ebensolche erhalten, falls ich eine normale Biennis-Blüte mit dem Pollen der bunten Blüte Nr. 14 meiner gescheckt bunten *Oenothera biennis* des Jahres 1918 bestäubt hätte. Eine einzige bunte Blüte hat Baur mit „grünem“ Pollen befruchtet, mit der Folge, daß neben 12 weißen 4 grüne Individuen in die Erscheinung traten: typisch für das albomaculata-Bunt ist aber, daß eben keine grünen Pflanzen aus einer solchen Kreuzung hervorgehen, höchstens einige gescheckt bunte. Alles in allem kann ich nicht einsehen, warum Baur's *Antirrhinum majus albomaculatum* nicht als eine aus der Vereinigung einer weißen und einer grünen Keimzelle hervorgegangene und einem gescheckt bunten *Pelargonium* vergleichbare Pflanze aufgefaßt werden könnte.

Die Angaben Gregorys über das albomaculata-Bunt von *Primula sinensis* decken sich mit denjenigen von Correns für *Mirabilis* nahezu völlig. Ein Unterschied ergibt sich bloß dadurch, daß bei *Primula sinensis* die weißen Keimpflanzen manchmal noch so viel Chlorophyll enthalten, daß sie am Leben bleiben können. Vielleicht muß man, um diese Erscheinung zu verstehen, an die Tatsache denken, daß retrogressive Mutationen mit inaktiven Merkmalen häufig noch einen Hauch der betreffenden Eigenschaften zur Schau tragen.

Fassen wir das in dieser kurzen Abschweifung über das albomaculata-Bunt Gesagte mit wenigen Worten zusammen, so haben wir gesehen, daß kein zwingender Grund vorliegt, anzunehmen, daß das albomaculata-Bunt wesentlich anderer Natur wäre, als das bei *Pelargonium zonale* und *Oenothera biennis* beobachtete gescheckt-Bunt. Besonders

¹⁾ Siehe auch: E. Baur, Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungsl., Bd. IV, 1910/11, S. 81—102.

wo es durch die hervorragenden Untersuchungen von Th. H. Morgan und seiner Schule so ziemlich zur Sicherheit geworden ist, daß die Erbfaktoren in den Chromosomen lokalisiert sind, muß auch jeder Versuch, die Möglichkeit einer Vererbung durch das Plasma in die Wissenschaft zu introduzieren, im höchsten Grade gewagt erscheinen und mit größter Skepsis aufgenommen werden. Namentlich dürfte manchem Leser an den bisherigen Diskussionen über das albomaculata- und albomarginata-Bunt noch mißfallen, daß die Autoren, je nach den Bedürfnissen der von ihnen gegebenen Erklärungsweisen, die generativen Pollenschlauchkerne bald ohne Protoplasma, bald von Plasma und Chromatophoren begleitet in die Eizellen übertreten lassen. Die Befruchtungsvorgänge nehmen das ganze Pflanzen- und Tierreich hindurch so sehr denselben Verlauf, daß man wohl zur Pflicht hat, hier wenn irgendmöglich Übereinstimmung herrschen zu lassen.

Kehren wir aber zu unseren gescheckt bunten *Oenotheren* zurück. Eine Bemerkung möge hier noch Platz finden über die Stellen, wo bei einer Biennis-Pflanze die Mutation von grün in weiß stattfinden kann. Als solche Stellen haben wir bereits die „Periblemscheitelzellen“ und die Keimzellen kennen gelernt, ersteres allerdings nicht mit absoluter Sicherheit, denn die Beobachtungen Baur's haben gelehrt, daß ein gescheckt bunter Keimling zu der Entstehung einer albomarginaten Pflanze Anlaß geben kann. Eine Erfahrung, die ich gleichfalls in diesem Frühjahr (1919) machte, scheint aber darauf hinzuweisen, daß die Mutation sogar an beliebigen Stellen einsetzen kann. In einer kleinen, von einer einzigen grünen Biennis-Pflanze herrührenden Aussaat traten nicht weniger als drei geschecktbunte Keimpflanzen auf. Es ist natürlich möglich, daß diese drei Individuen durch das Zusammentreffen von drei unabhängig voneinander in „weiß“ mutierten mit „grünen“ Keimzellen ins Leben gerufen wurden, aber wahrscheinlicher kommt es mir vor, daß kurz vor der Entstehung gewisser Geschlechtszellen eine Mutation in „weiß“ stattfand und nun die „weißen“ Keimzellen gemeinschaftlich aus dem von der Mutation erzeugten weißen Gewebe ihren Ursprung nahmen. Der Mutationskoeffizient der albomarginaten und geschecktbunten Individuen ist nämlich sehr klein und darf meiner Erfahrung nach auf höchstens 0,01 veranschlagt werden.

In meiner vorigen Mitteilung über das Weißrandbunt der *Oenothera biennis* machte ich die Bemerkung, daß man sich eine weißrandige Pflanze auf drei Weisen zustandegekommen denken kann. An erster Stelle hat man die Möglichkeit zu erwägen, daß durch eine vegetative Mutation

unter der Epidermis eine weiße Schicht hervorgerufen wurde. Das geht aus dem Obigen ohne weiteres hervor. Ganz neuerdings zeigte Correns¹⁾, daß man hier wieder verschiedene Fälle unterscheiden kann. Zweitens könnte die weißbrandige Pflanze ein auf sexuellem Wege durch Mutation entstandener erster Repräsentant einer neuen konstanten weißbrandigen Rasse sein. Man denke an die von Correns näher studierte *Lunaria annua fol. var.*, welche sich als eine einfach mendelnde Sippe herausstellte²⁾. Schließlich könnte Zwischenrassenvariabilität im Spiele und das Weißbrandbunt ein Zwischenrassenmerkmal sein, wie die Drehung einer gelegentlich gefundenen *Valeriana officinalis torsa*. Hierfür glaube ich ein Beispiel bringen zu können. Ich komme jetzt zu einer weiteren Beobachtung, die sich auf das Weißbrandbunt der *Oenothera biennis* bezieht und von der in dieser Mitteilung die Rede sein soll.

Im vergangenen Jahre (1918) blühte in meinem Versuchsgarten u. a. auch ein neues albomarginates Individuum der *Oenothera biennis*. Es war bereits 1917 aus durch Selbstbefruchtung erhaltenen Samen einer grünen Elternpflanze entstanden, hatte überwintert und entwickelte sich besonders vorteilhaft. Alle Blätter waren deutlich weiß berandet. Die Pflanze brachte zahlreiche Seitenzweige hervor und auch diese trugen ausnahmslos schön bunte Blätter zur Schau. Ich zweifelte nicht daran, daß ich es zum zweiten Male mit einer Pflanze zu tun hatte, in der in einer, den äußeren Teil der Rinde erzeugenden Zelle eine vegetative Mutation in weiß stattgefunden hatte, und da meine vorige Arbeit in bezug auf das Weißbrandbunt der *Oenothera biennis* noch einige Lücken aufwies, so entschloß ich mich sofort, die Pflanze näher zu studieren. Zu diesem Zwecke wurde eine Anzahl Blüten isoliert und der Selbstbefruchtung überlassen, andere wurden kastriert und mit dem Pollen einer normalen Biennis-Pflanze bestäubt, auch wurde der Pollen benutzt, um mit ihm die Narben eines grünen Individuums zu belegen, und schließlich wurden die reziproken Kreuzungen mit einer aus einer Kreuzung von *Oenothera suaveolens* mit *Oenothera Hookeri* entstandenen, konstanten, einfach mendelnden, gelbblättrigen Rasse³⁾ vorgenommen. Die in dieser Weise gewonnenen Samen habe ich heuer (1919) ausgesät und habe nun zu meiner großen Überraschung feststellen können, daß das Weißbrandbunt einem ganz anderen Typus angehörte als das früher studierte.

¹⁾ a. a. O. 1919.

²⁾ a. a. O. 1908/09, S. 326—328.

³⁾ Hugo de Vries, Twin hybrids of *Oenothera Hookeri* T. and G. Genetics, Bd. 3, 1918, S. 397—421.

Aus den nach Selbstbefruchtung von den weißrandigen Zweigen gesammelten Samen traten ausnahmslos kräftige grüne Keimpflanzen zum Vorschein. Eine vegetative Aufspaltung in weiße und grüne Zellenkomplexe wurde an den aus den Kreuzungen weißrand \times grün und reziprok hervorgegangenen Keimlingen nicht beobachtet und auch sie entfalteten sich zu normal grünen Individuen. Schließlich ergaben auch die Verbindungen weißrand \times chlorina und reziprok Pflanzen, welche sämtlich rein grün waren und nur zu Anfang durch eine etwas blässere Farbe verrieten, daß sie für eine wichtige Chlorophylleigenschaft heterozygotisch waren. Letztere sind bereits zur Blüte gelangt und zeigten auch in diesem Zustande keine Spur von Bunt. Die weiteren Pflanzen blieben Rosetten, die es hoffentlich gelingen wird zu überwintern, sind indessen bis jetzt durchaus grün geblieben.

Die erzielten Resultate erlauben uns, einen Schluß zu ziehen in bezug auf die Art des im vorigen Jahre (1918) beobachteten Weißrandbunts. Zu allererst ist klar, daß es einem ganz anderen Typus angehörte, als das von Baur an *Pelargonium zonale*, von mir früher an *Oenothera biennis* studierte. Zwischen den beiden anderen Möglichkeiten, die wir ins Auge gefaßt haben, zu wählen, scheint auf den ersten Anblick leicht, dem ist aber nicht so. Die Tatsache, daß die durch Selbstbefruchtung gewonnenen Pflanzen sämtlich rein grün ausfielen, würde gewiß sofort beweisen, daß kein konstantes Bunt vorlag, wenn es nicht eine allgemein vorkommende Erscheinung wäre, daß Keimpflanzen erblich bunter Formen manchmal im Anfang noch grüne Blätter tragen¹⁾. Die obenerwähnte albomarginate *Lunaria*-Rasse z. B. soll im ersten Jahre noch ungefähr keine bunten Blätter erzeugen²⁾ und nach Beyerinck³⁾ sind die meisten Keimpflanzen der bunten Rasse von *Barbarea vulgaris* grün und tritt das Bunt hier nur allmählich in die Erscheinung. Die Möglichkeit existiert somit, daß beim Aufwachsen meiner Pflanzen im nächsten Sommer doch das Bunt noch zum Vorschein kommen wird. Wahrscheinlich ist es mir indessen nicht, eben weil in diesem Sommer nicht die geringste Spur von Bunt sichtbar wurde, und ich zögere nicht, das im vorigen Jahre beobachtete Weißrandbunt als Zwischenrassenmerkmal zu betrachten.

¹⁾ P. J. S. Cramer, Kritische Übersicht der bekannten Fälle von Knospenvariation. Nat. Verh. v. d. Holl. My. d. Wet., 3e verz., Deel VI, 3e St., 1907, S. 127.

²⁾ Siehe: Gardeners Chronicle, 1889 I, S. 629 und 1896 I, S. 768.

³⁾ M. W. Beyerinck, *Chlorella variegata*, ein bunter Mikrobe. Rec. d. trav. bot. Neerl. Bd. I, 1904, S. 25.

Hier schließt sich eine Bemerkung über die Aussicht, jetzt noch den dritten denkbaren Typus von Weißrandbunt aus *Oenothera biennis* zu erhalten, logisch an. Ich hege die Überzeugung, daß tatsächlich das Auftreten des Weißrandbunts als Zwischenrassenmerkmal besagt, daß wir es in fortgesetzten Kulturen auch noch als konstantes Merkmal erwarten können, und brauche nur an den Ausdruck „taxinome Anomalien“ zu erinnern, um deutlich zu machen, wie ich dazu komme. Taxinome Anomalien sind bekanntlich solche bei Zwischenrassen zu beobachtende abweichende Eigenschaften, die anderweitig als Artmerkmale angetroffen werden. Ein Beispiel liefern die Ascidien, normal bei *Sarracenia* usw. Wichtig ist die Unterscheidung der Zwischenrassen in Halbrassen und Mittlrassen, welche man zweckmäßiger arme und reiche Rassen nennen könnte. Es gibt Zwischenrassen, die Ascidien nur sehr selten, andere, welche sie recht häufig zur Schau tragen usw. Um von einer Rasse, welche Ascidien nicht hervorbringt, zu einer Rasse zu geraten, die sie selten oder häufig oder gar regelmäßig erzeugt, ist jeweils eine Mutation erforderlich und solchen Stufenleitern begegnet man sehr oft. Somit liegt es auf der Hand, anzunehmen, daß das Weißrandbunt, einmal als Zwischenrassenmerkmal aufgetreten, auch als konstantes Merkmal in die Erscheinung treten können wird.

Ich schließe mit einem kurzen Hinweis auf zwei, in letzterer Zeit erschienene Arbeitserien, welche für unser Problem von hervorragender Wichtigkeit sind.

E. Küster¹⁾ veröffentlichte eine Reihe von Mitteilungen über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen. Der Verfasser meint, daß eine Mosaikpanaschierung, wie sie z. B. zustandekommt nach Kreuzung vom Weißrandbunt des zuerst behandelten Typus mit grün, darauf beruht, daß ungleiche Zellteilungen stattfinden, ungleich nicht im Sinne Weismanns, sondern nur in physiologischer Hinsicht. Im Zusammenhang hiermit hält er es für möglich, daß innerhalb der weißen Zellenkomplexe aufs neue grünes Gewebe erzeugt wird. Ich möchte nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß diese Auffassung sich recht gut verträgt mit dem von mir verteidigten Gedanken, daß die vegetative Aufspaltung in der ersten Generation auf die Begegnung zweier Pangene,

¹⁾ Ernst Küster, Über Anthocyanbildung und Zellen-Mutation. Ber. dtsh. bot. Ges., Bd. 33, 1915, S. 536—537.

Ernst Küster, Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen. Ber. dtsh. bot. Ges., Bd. 36, 1918, S. 54—61.

Ernst Küster, a. a. O. 1919.

deren das eine in inaktiver Lage, das andere in der von mir perlabil getauften, zurückzuführen ist.

C. Correns publizierte einige Aufsätze, denen man wertvolle Argumente für den Satz, daß die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften in verschiedenen Zuständen vorkommen können, entnehmen kann. Er fand bei einer typischen *Mirabilis Jalapa chlorina*-Pflanze auf einem einzigen Blatte einen ziemlich großen grünen Fleck¹⁾ und schließt daraus, damit eine vielfach noch anzutreffende Meinung bestreitend, daß es nicht dem Wegfalle eines Faktors zugeschrieben werden darf, daß bei der Chlorina das Grün sich nicht ausbildet. Tatsächlich dürfte eine solche Beobachtung sehr geeignet sein, den alten de Vriesschen Standpunkt, daß man neben einer aktiven eine latente Lage der Pangene zu unterscheiden hat, zu stützen. Das Studium der *Capsella Bursa pastoris albovariabilis*, einer einfach mendelnden buntblättrigen Sippe, gibt Correns Anlaß zu sagen²⁾: „Die Weißbuntheit ist als eine Krankheit aufzufassen, die ab- und zunehmen, auch ganz verschwinden kann, und die durch die schwankende Veränderung (Erkrankung) einer Anlage, eines Genes, bedingt wird, das bei der typica-Sippe in normalem Zustand vorhanden ist“. Bedenken wir, daß es hier schon sehr unerwünscht erscheint, das Wort krank Anwendung finden zu lassen, so werden wir doch Correns unbedingt beistimmen, insofern er in der bunten Rasse einen ganz besonderen Zustand eines Pangenes annimmt, der von der typischen aktiven Lage wesentlich verschieden ist. Ich möchte nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß der betreffende Zustand mich sehr stark an die sogenannte semiaktive Lage erinnert, für deren Existenz de Vries eingetreten ist anlässlich seiner Beobachtungen an Mittelfrassen, die ja auch dadurch gekennzeichnet sind, daß Selektion einen hohen Einfluß auszuüben imstande ist. Schließlich dürfte die Mitteilung von Correns über den *pseudoleucodermis*-Zustand der *Arabis pallida* in der oben bereits zitierten Abhandlung des Jahres 1919 eine Bestätigung bedeuten der Auffassung von de Vries, daß es neben einer semiaktiven auch eine semilatenente Lage der Pangene gibt. Nimmt man nämlich an, daß die weiße subepidermale Schicht sich hier durch eine semilatenente Eigenschaft für normal grüne Farbe kennzeichnet, so werden

¹⁾ C. Correns, Zur Kenntnis einfacher mendelnder Bastarde. Sitzungsber. d. Kgl. pr. Akad. d. Wiss., 1918, XI, S. 242.

²⁾ C. Correns, Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen I. *Capsella Bursa pastoris albovariabilis* und *Chlorina*. Sitzungsber. d. pr. Akad. d. Wiss., 1919, XXXIV, S. 609.

die von Correns erzielten Resultate und namentlich das Auftreten von nur 19—22% weißen Nachkommen in der zweiten Generation einer Kreuzung mit einer grünen Rasse ohne weiteres verständlich. Umgekehrt findet die Bemerkung von de Vries in der Mutationstheorie, daß Zwischenrassen sich den Mendelschen Gesetzen zu fügen scheinen, in schönster Weise Bestätigung.

Alles in allem ist es gegenwärtig wohl nicht mehr zu gewagt, in bezug auf das Problem der verschiedenen Zustände der Pangene zu sagen: „La vérité est en marche; rien ne l'arrêtera.“

Amsterdam, Weihnachten 1919.

Referate.

Dürken, Bernhard. Einführung in die Experimentalzoologie. Berlin, J. Springer 1919. 446 S. 224 Abb. Preis 28,— M.

Eine lehrbuchartige Darstellung eines noch jungen, daher sehr verschieden tief durchgearbeiteten Gebiets zu geben ist sehr schwer und eine leidliche Disposition meist nur möglich bei Beschränkung auf ganz bestimmte Teilgebiete. So hat denn auch der Verf. aus dem recht heterogene Dinge umfassenden Gesichtskreis der experimentellen Zoologie nur die Fragen ausgewählt, welche sich mit der Entwicklung und Vererbung der Tiere befassen. Selbst die Versuche über „sogenannte anorganische Analogien“, die mancher vielleicht in dem Buche suchen wird, sind nicht berücksichtigt. Es ist also im wesentlichen eine Darstellung der tierischen Entwicklungsphysiologie, die im Hauptteil A gegeben wird und fast $\frac{2}{3}$ des Buches einnimmt (rund 250 Seiten von 400). Er gliedert sich in die Abschnitte: 1. „Beginn der Embryonalentwicklung. Entwicklungserregung. Befruchtung und Parthenogenese.“ — 2. „Die äußern Faktoren der Embryonalentwicklung.“ — 3. „Die inneren Faktoren der Embryonalentwicklung.“ — 4. „Einteilung und Wirkungsweise der Entwicklungsfaktoren.“ — Es ist verständlich, daß keineswegs alle Arbeiten, die auf dieses Gebiet Bezug haben, mitverarbeitet sind — mancher wird die eine oder die andere, die ihm wichtig dünkt, vermissen —; aber die wesentlichsten Seiten des Entwicklungsproblems werden erörtert unter Berücksichtigung auch neuester Arbeiten, soweit sie zur Zeit der Abfassung zugänglich gewesen sein dürften. Die Bearbeitung der einzelnen Abschnitte ist aber keineswegs eine gleichwertige. So machen die Ausführungen über Korrelation — ein Gebiet, auf welchem dem Verf. eigene Erfahrungen zu Gebote stehen — oder die Auseinandersetzung über Mosaik- und Regulations-eier den Eindruck des tiefer Durchdachten als etwa die Erörterungen über Parthenogenese u. a. Auch erscheinen die Auseinandersetzungen mehr nebensächlicher Dinge manchmal zu breit, während Wichtigeres zuweilen unverhältnismäßig kurz abgetan wird.

Das fällt noch mehr auf im Hauptteil B („Das Idioplasma im Zusammenhang der Generationen. Die Vererbung“), der die Leser dieser Zeitschrift in erster Linie interessieren dürfte. Zumal in der kurzen Darstellung der experimentellen Bastardierungslehre (1. „Die Mendelsche Vererbungstheorie“) beeinträchtigt dies nicht genügende Herausschälen der Kernpunkte die didaktische Klarheit erheblich, wirkt hier und da geradezu schwerfällig. Zu verwerfen in einer „Einführung“ ist m. E. auch die mehrfach zu beobachtende Art, auf theoretische Anschauungen einzelner Autoren nur hinzuweisen, ohne den Inhalt derselben sei es auch nur kurz zu referieren. Es mag vielleicht überhaupt unmöglich sein auf nur 60 Seiten das doch schon recht kom-

plizierte Gebiet der Bastardierungslehre didaktisch klar zu behandeln; wäre es dann aber nicht besser, auf die in genügender Zahl und Güte vorliegenden Speziallehrbücher dieses großen selbständigen Gebiets zu verweisen und nur die wesentlichsten Hauptfolgerungen kurz zu geben? Der so gewonnene Raum könnte dann einer zusammenhängenden Darstellung der cytologischen Haupttatsachen in ihrer Beziehung zur Vererbungslehre zu Gute kommen, die bisher nur hier und da eingeflickt erscheinen und m. E. nicht so berücksichtigt sind, wie sie es verdienen. — Auch im 2. Unterabschnitt (2. „Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes“, 26 Seiten) sind die experimentellen Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung besser verarbeitet als die Ergebnisse der Untersuchungen über Geschlechtsvererbung. — Der Schlußteil (3. „Die Veränderbarkeit des Idioplasmas und die Erwerbung neuer Anlagen“) befaßt sich mit dem Problem der „Vererbung erworbener Eigenschaften“, und man hat den Eindruck, daß der Verf. dieser Frage ganz besonderes Interesse gewidmet hat. Besonders seine rein logischen Auseinandersetzungen werden auch dem, der seinen Standpunkt nicht teilt, manchen Anlaß zum Nachdenken bieten. Allerdings vermißt man auch hier manche Erörterung des Problems, die man erwarten möchte (z. B. Haecker). Es sind, wie immer, in erster Linie die Kammererschen Versuche, die ihm die wesentlichste Stütze abgeben für die Anschauung von der Möglichkeit einer „Vererbung erworbener Eigenschaften“. Er stellt sich vor, daß zunächst nur das Plasma der Keimzellen verändert wird und bei den Nachkommen die entsprechenden gleichartigen Abänderungen im Soma bewirkt. Später kann dann diese „plasmogene Vererbung“ in eine „karyogene“ übergeführt werden, indem durch das Plasma allmählich auch der Kern und damit der Genotypus entsprechend verändert wird. Ob wohl solchen, wie er selbst zugibt „durchaus hypothetischen“ Ausführungen ein, wenn auch nur heuristischer Wert zukommt? — Es ist klar, daß bei solcher Anschauungsweise für die Weismannschen Ideen keinerlei Raum bleibt in dem Buche. Er ist in jeder Beziehung ein Vertreter der O. Hertwigschen Richtung. — Ein nicht kleines, genaues Literaturverzeichnis beschließt das Buch.

Berthold Klatt, Hamburg.

Schaxel, Julius. Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie. Jena, 1919.

Schaxel, Julius. Über die Darstellung allgemeiner Biologie. Abhandlungen zur theoretischen Biologie. Heft 1, Berlin, 1919.

Verf. fügt zu den bereits vorhandenen biologischen Theorien nicht etwa eine weitere hinzu, sondern stellt dar, was an solchen bereits vorliegt, um zu zeigen, wie sie entstanden sind und was weiter zu tun sein wird. Was die „Grundzüge“ vorbereiten, sollen die „Abhandlungen“, deren 1. Heft von ihrem Herausgeber stammt, ausführen. Es wird betont, daß die ganze Angelegenheit wesentlich eine Aufgabe der Biologen selbst (nicht der spekulativen Theoretiker) darstellt; natürlich sei auf Rat und Leistung der Philosophen in weitgehendem Maße zu achten. Die gegenwärtige Biologie ist keine in sich geschlossene, auf eigene Begriffe gegründete Wissenschaft, in der die Ergebnisse planmäßiger Forschung als geordnete Erkenntnisse dargestellt werden. Sie wird vielmehr von einer Vielheit nach Gegenstand und Auffassung sehr verschiedenartiger Materialsammlungen und Theorien zusammengesetzt. Sie befindet sich daher in einem Zustande der Krisis. Nirgends fast sind die Grenzen zwischen gesichertem Wissen und ergänzenden Annahmen scharf und unbestritten.

Verf. beginnt seine Ausführungen in den „Grundzügen“ mit Darwin, dessen Werk er in seiner historischen Bedingtheit darstellt. Aus zwei sehr verschiedenen Gebieten entlehnt Darwin Überlegungen zur Lösung der Artenfrage. Nach Lyells geologischem Prinzip, welches besagt, daß andauernde kleine Veränderungen in langer Zeit gewaltige Geschehnisse zustande bringen, läßt er die Organismen in beständiger Umbildung begriffen sein. Aus dem soziologischen Prinzip der freien Konkurrenz leitet Darwin die Zuchtwahl ab. Der Organismus ist ein Aggregat gehäufte Anpassungen. Nicht enthält der Darwinismus die Frage nach dem Wesen des Lebens selbst. Durch die Zerfällung des Organismus in einzelne Eigenschaften, welche als Resultanten verschiedener Wirkungen aufgefaßt werden, eröffnet sich die Aussicht auf eine Analysis der Bildungsfaktoren. Neben diese mechanistisch betriebene Naturforschung tritt bei Darwin die geschichtliche Betrachtung der Organismen. Endlich räumt die Bewertung der Eigenschaften als Anpassungen, das Zweckurteil, dem Organischen einen Sondercharakter ein, der außer im Bereich menschlichen Handelns nur hier in der Natur Platz findet. Es ist bekannt, in welchem Maße sich die materialistisch-positivistische Zeitströmung der darwinistischen Lehre bemächtigte, die, über das Gebiet der Fachwissenschaft hinausgetragen, manchen Forscher von einer heilsamen Selbstbesinnung abhielt.

Haeckel baute die Darwinschen Gedankengänge weiter aus; der zur Zentralidee der Biologie erhobene und als Abstammungslehre aufgefaßte Entwicklungsgedanke wird als Axiom hingenommen. In Stammesgeschichte gipfelt jede theoretische Betrachtung. Die Physiologie, überhaupt die Beschäftigung mit dem wirklich Lebendigen, verliert an Wichtigkeit. So verdrängt die Phylogenie jedwede andere Betrachtungsweise. Statt in das Vorhandene einzudringen, begnügt sich der Betrachter mit dem Hinweis auf eine oft nur erdachte Vergangenheit. Soviel auch von Entwicklung die Rede ist, vom Leben als von beständiger Bewegung wird nichts gelehrt. Besonders die Zoologie geht fast völlig in der Aufstellung phylogenetischer Reihen auf, ohne über das Formale solcher Anordnung hinauszukommen.

Das aller Forschung Zweck nichts als das Aufstellen von Stammbäumen sein soll, befriedigte auf die Dauer nicht. Von den neu auftauchenden Fragestellungen hat die stärkste Wirkung die Entwicklungsmechanik von Roux gehabt: Es sollen jetzt auch die Ursachen des Geschehens erforscht werden, nachdem bisher nur sein Verlauf dargestellt wurde. Die Entwicklungsmechanik oder kausale Morphologie ist also die Lehre von den Ursachen, den Faktoren der Gestaltung der Lebewesen sowie von den Wirkungsweisen und Wirkungsgrößen dieser Faktoren. Ihre wesentliche Methode ist das kausal-analytische Experiment, das die einzelnen Faktoren eines Geschehens, die Art ihrer Kombination, ihre Wirkungsweise sowie Art und Zeit ihres Wirkens ermittelt. Unmittelbare Physik und Chemie der Lebewesen wird dabei allerdings nicht versucht. Roux trennt die verschiedenen Ursachen, die an jeder organischen Gestaltung beteiligt sind, in Determinations- und Realisationsfaktoren. Determination eines Geschehens ist die Gesamtheit derjenigen Faktoren, die die Art dieses Geschehens bestimmen. Zur Verwirklichung des Bestimmten sind aber noch die indifferenten Realisations- oder Ausführungsfaktoren (wie Nahrung, Wärme usw.) nötig.

An den fundamentalen Biotheorien nimmt — sehr zum Nachteil für dieselben — die Physiologie einen äußerst geringen Anteil. Die Geister sind von den Vorstellungen der Vergleichenden Anatomie und Embryologie so eingenommen, daß das wirkliche Leben im genealogischen System erstarrt.

Von physiologischer Seite wird den Zoologen der Vorwurf gemacht, manche unter ihnen hätten vergessen, daß die Tiere leben. Demgegenüber hätten die „medizinischen“ Physiologen bereits ein recht ansehnliches Tatsachenmaterial aus dem Bereich der Wirbeltiere und auch der Wirbellosen zusammengebracht. Die Botanik war und ist mehr Physiologie, als es die Zoologie jemals bis heute gewesen ist. Immerhin darf man nicht verkennen, daß sich auch innerhalb der letzteren die Forderung allgemach Bahn bricht, in Forschung und Lehre sei die Physiologie mehr als bisher zu berücksichtigen.

Während ein Teil der Biologen in der Grundauffassung vom Leben sich mehr der Mechanik nähert, sucht ein anderer — die Anhängerschaft des Neovitalismus — Fühlung mit der Psychologie. Die mechanistische Physiologie, zu der Energetik des Lebens vorgedrungen, hat, wenigstens in der Erforschung des Stoff- und Kraftwechsels, sich aller Vitalphänomene subjektiver Beurteilung entledigt. Jeder weiter gesteckte biotheoretische Versuch jedoch kann ohne den Begriff der Autonomie der Lebensvorgänge nicht auskommen. Von da zu der Entelechie ist aber nur ein Schritt. Dann stellen die der Physik und Chemie zugänglichen anorganischen Erscheinungen nur noch Mittel des Lebendigen dar, nicht das letztere selbst: Die Entelechie macht das unbelebte Geschehen in lenkender Weise ihren „Zwecken“ dienstbar. In den Lebensvorgang legt der Beobachter etwas von den Strebungen und Triebkräften seines Handelns und verleiht damit dem biologischen Objekt das in sich Geschlossene der Persönlichkeit, das er nur aus sich selbst kennt.

In der gegenwärtigen Biologie walten nach dem bisher Ausgeführten drei wesentliche Grundauffassungen vom Lebendigen: Die energetische, die historische und die organismische. Nach der energetischen Grundauffassung gehört die lebendige Welt der in allen ihren Teilen wesensgleichen Gesamtnatur an, die Gegenstand der auf die letzte, allgemeinste Naturwissenschaft hinzielenden Energetik ist. Die augenfälligste Grenze für die energetische Auffassung besteht in der Feststellung, daß lebende Stoffe und Lebensvorgänge als solche niemals gegeben sind, sondern lediglich im Zusammenhang mit einem individuellen Organismus vorkommen. Als Auswuchs muß es bezeichnet werden, wenn in dogmatischer Weise der energetischen Grundauffassung gehuldigt wird und die mechanistische Physiologie zur allgemeinen Dynamik des Lebens erhoben werden soll.

Die historische Auffassung besagt, daß die Lebewesen geschichtliche Gebilde sind, indem sie ihren gegenwärtigen Zustand im Laufe der Zeit durch Umbildung erreicht haben. Abänderungen werden als Anpassungen gedeutet. Aus der Philosophie der Völkergeschichte ist die historische Doktrin vom beständigen Fortschritt übernommen worden. Was in der idealistischen Embryologie mit aller Deutlichkeit Zielstrebigkeit des Bildungstriebes geheißt hat, geht jetzt in verhüllter Form als fortschreitende Anpassung und Zweckmäßigkeit um. Die Zweifel an der Geltung der historischen Auffassung wenden sich im allgemeinen besonders gegen die Selektionstheorie und die zu ihrer Ergänzung und Unterstützung ersonnenen Zusatztheorien. Soll das Leben historisch betrachtet werden, so ist vor der Inangriffnahme die Vorfrage zu erledigen: inwieweit ist das Lebendige seinem Wesen nach überhaupt historisch faßbar?

Die organismische Auffassung anerkennt im Lebendigen Naturdinge besonderen Wesens, die Organismen strengen Sinnes. In der Erkenntnisquelle, aus der der unbefangene und unbelehrte Mensch schöpft, wenn er

etwas als lebendig bezeichnet, liegt der Ursprung der organismischen Grund-auffassung, die in allen Lebenstheorien, sofern sie sich nicht selbst verleugnen, mitspricht. Der Lamarckismus, der dem Lebendigen eine Betätigung, die von seinen Bedürfnissen geregelt wird, sowie Besserung durch Gebrauch und Erhaltung aus unmittelbarer Nützlichkeit zubilligt, führt hinüber zum Psycholamarckismus und schließlich zur Annahme einer autonomen organismischen Weltseele, die mit der Körperwelt in Wechselwirkung steht. Der intuitive Vitalismus sucht das Leben als „mein Erleben“ zu erkennen, das in den Äußerungen des „inneren Sinnes“ eine unmittelbare Sprache spricht.

Die „Grundzüge“ sollen sichtende Vorarbeit leisten: die eindringende kritische Bearbeitung der verschiedenen biologischen Gebiete ist dagegen nicht Sache eines einzelnen, sondern erfordert das Zusammenwirken aller an der Wissenschaft Beteiligten: dieser Aufgabe sind die „Abhandlungen“ gewidmet, deren Reihe der Herausgeber mit einer Untersuchung: „Über die Darstellung allgemeiner Biologie“ eröffnet. Eine allgemeine Biologie muß es nach Auffassung des Verf. bisher nur dem Namen nach; denn die von ungefähr unter dieser Bezeichnung zusammengebrachten Wissenschaften entbehren durchaus der Methodik. Der Weg zu der allgemeinen Wissenschaft besteht in der Besinnung auf die Ordnungsgrundsätze, mit denen der Stoff zu bewältigen ist. Die morphologisch-historisch gebundene Zoologie muß das Experimentieren gewissermaßen neu erlernen, wobei sie sich aber nicht mit Anwendungen physikalisch-chemischer Verfahren auf lebende Objekte und mit morphologisch-historischer Deutung physiologischer Ergebnisse begnügen darf. Sie soll vielmehr zu eigenen Fragestellungen befähigt gemacht werden. Verf. untersucht die Schwierigkeiten, welche sich der Erreichung dieses Zieles in den Weg stellen; zugleich wird der Versuch einer neuen Ordnung der bisher vorliegenden Fragestellungen gemacht, die sich auf das Problem des Lebens beziehen.

F. Alverdes, Halle.

Naef, A. Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. (Kritische Betrachtungen über das sogenannte „biogenetische Grundgesetz“.) Mit 4 Fig., Jena, 1917, 77 S.

Naef, A. Idealistische Morphologie und Phylogenetik. (Zur Methodik der systematischen Morphologie.) Mit 4 Fig., Jena, 1919, 77 S.

Viele Autoren haben sich bemüht, dem „biogenetischen Grundgesetz“ Haeckels eine andere Fassung zu geben. Auch Verf. unterzieht dieses Gesetz einer kritischen Betrachtung. Zwar richtet sich die Kritik nicht gegen den Kern desselben, doch weichen die Anschauungen des Verf., welche dieser über die Beziehungen zwischen Ontogenese und Phylogenese auf Grund mehrjähriger Untersuchungen an Mollusken gewann, in wesentlichen Punkten von der herrschenden Meinung ab. Die als zweite aufgeführte Arbeit (1919) knüpft an die erste (1917) an und entwickelt das dort Dargelegte weiter.

Verf. setzt die „Systematische Morphologie“ an die Stelle der „Vergleichenden Morphologie“ und der Haeckelschen „Generellen Morphologie“. Dieselbe tritt in der Geschichte der Zoologie in zwei Formen auf: anfangs als idealistische und später als historische Morphologie (Phylogenetik). Sie kann zunächst nicht „erklären“, sondern nur Beschriebenes ordnen. Diese Ordnung der organischen Formen geschieht nach dem Grade ihrer „typischen Ähnlichkeit“. Unter einer solchen ist — ganz allgemein gesprochen — zu verstehen die Ähnlichkeit zwischen

komplexen Ganzen, die sich aus ähnlichen Teilen in übereinstimmender Anordnung zusammensetzen. Als ausgesprochener Vertreter der idealistischen Morphologie kann Goethe gelten. Mit dem Begriffe des „Typus“ führte er ein wichtiges methodisches Hilfsmittel ein. Typische Ähnlichkeit ist eine ideelle Beziehung zwischen Tier- resp. Pflanzenformen, die sich in der Homologie der Teile kundgibt; im Kreise religiöser Vorstellungen spricht man von ihr wohl auch als von den „Schöpfungsgedanken Gottes“. Sie besteht, wenn sich die betreffenden Formen durch stufenweise Abänderung aus einer gemeinsamen „Urform“, dem „Typus“, ableiten lassen. Den Übergang von einer Form zur anderen nannte die idealistische Morphologie „Metamorphose“, obwohl an einen solchen Abänderungsvorgang selbst nicht tatsächlich gedacht wurde.

Eine systematische Morphologie und ein natürliches System können auch ohne deszendenztheoretische Betrachtungsweise bestehen (wie die vor-Darwinsche Periode zeigt). Doch gewinnen beide im Lichte der Abstammungslehre außerordentlich an Durchsichtigkeit, denn nach Aufstellung der letzteren erscheint die typische Ähnlichkeit der organischen Formen als Folge ihrer „phylogenetischen Verwandtschaft“. Die Verdrängung der älteren, nicht-genetischen Morphologie durch die historische Morphologie (Phylogenetik) ist vor allem an dem Namen Haeckels geknüpft. Die Phylogenetik hebt den Artbegriff in seinem alten, allgemeinsten Sinne auf. Arten sind nach Verf. nur noch „Fortpflanzungsgemeinschaften innerhalb begrenzter Zeiträume“. Zwischen einer Mehrheit solcher Arten beruht die phylogenetische Verwandtschaft darauf, daß sie aus einer gemeinsamen Stammform hervorgegangen sind. In seinen Erörterungen wendet Verf. den Ausdruck „Typus“ an, wenn das Ideelle morphologischer Beziehungen betont werden soll, den Ausdruck „Stammform“ bei streng historischer Betrachtung. Die Doppelsinnigkeit, welche der Bezeichnung „Urform“ anhaftet, gestattet es, diesen Begriff bald im einen, bald im anderen Sinne anzuwenden.

Die Keimbahnentwicklung der höheren Organismen ist ein kontinuierlicher Prozeß von zyklisch-rhythmischen Verlauf. Aus dieser Entwicklung scheiden periodisch Teile des Materials aus, um ihrerseits eine mit Tod oder Rückbildung abschließende Richtung der Entwicklung einzuschlagen. Solche Entwicklungsvorgänge werden als „terminale“ bezeichnet. Trotz ihres ephemeren Daseins können auf solche Weise entstehende Bildungen eine große Bedeutung für die Gewährleistung der Kontinuität des Lebensprozesses erlangen, indem sie für besondere Funktionen spezialisiert werden. Die Ontogenese der Vielzelligen ist ein komplexer Spezialfall terminaler Formbildung und aus einer großen Zahl einzelner Morphogenesen zusammengesetzt (als „Morphogenese“ definiert Verf. Entwicklungsvorgänge, welche blind endigen). Die Ontogenesen wiederholen sich in endloser Folge, wobei sie immer wieder Zustände herstellen, die den vorangegangenen formal und potentiell gleich sind. Der dabei beobachtete Rhythmus ist eine Konsequenz der Präzision, mit der sich die Keimbahnzyklen folgen. Der eigentliche Träger der organischen Geschichte, der die Kontinuität des Lebens garantiert, ist die Keimbahnentwicklung, aus der die Individuen, wie die Schosse aus einem unterirdischen Wurzelstock, periodisch austreiben, um, nachdem sie ihre Funktion erfüllt haben, abzusterben (Weismann). Das Wesen der Stammesentwicklung besteht nicht, wie es gewöhnlich aufgefaßt wird, in der Aneinanderreihung von Tier- und Pflanzenindividuen, sondern in der ununterbrochenen Fortdauer der Keimbahnentwicklung.

Man muß annehmen, daß sich der Wurzelstock, mit dem die Keimbahnentwicklung verglichen wurde, im Verlauf großer Zeiträume verändert; dadurch ändern auch die Schosse, die aus dem weiterwachsenden Wurzelstock immer wieder austreiben, im Laufe der Generationen langsam, aber unaufhaltsam ihre Beschaffenheit. Mit der phylogenetischen Distanz nimmt also ständig die Treue ab, mit der die Ontogenese des einzelnen Individuums die Ontogenese der Stammform rekapituliert. Das vom Verf. aufgestellte „Gesetz der terminalen Abänderung“ besagt, daß die Stadien umso konservativer sind, je früher, umso fortschrittlicher, je später sie in der ontogenetischen Reihe stehen; wie konservativ sie bleiben und wie weit in der Stammesgeschichte sie zurückweisen, ist nicht ausgemacht. Selbständige Abänderung früher und mittlerer Stadien der Morphogenesen kommt nach Verf. nicht vor. Für die dotterreichen Eier nimmt er z. B. an, daß die Veränderung der Ei- und Keimform, welche der Dotter bewirkt, keine entsprechende Änderung der morphogenetischen Potenzen des Keimes selbst herbeiführe, es kommt nur eine Verschiebung der äußeren Bedingungen der Entwicklung zustande, welche sich in dem Maße ausgleicht, als die formbildenden Potenzen des Keimes zur Geltung gelangen.

Wenn von Phylogenese die Rede ist, so wird gemeinhin nur an eine Ahnenreihe ausgebildeter Individuen gedacht. Es darf jedoch nicht übersehen werden, daß das ausgebildete Individuum nicht den vollen Formbestand der Art darstellt; der letztere ist vielmehr erst im ganzen typischen Werdegang verkörpert, vergl. z. B. die Ontogenese eines Schmetterlings (um von den Modifikationen ein und derselben Art und von geschlechtlichem Polymorphismus ganz abzusehen). Die Ahnenreihe ist also aus einer Reihe aufeinander folgender Ontogenesen aufgebaut. Diese werden im Laufe der Phylogenese fortschreitend abgeändert. Die Stadienreihe der einzelnen Morphogenese enthält nacheinander Zustände, die im Verlauf der Stammreihe auf homologen Stadien in gleicher Folge aufgetreten sind. Während die verschiedenen Stadien aber bei den Ahnen direkte Ausbildung erfuhren, erleiden sie bei den Nachkommen dauernd Umgestaltungen. In der Ontogenese werden also keine Endstadien von Ahnen wiederholt, es gibt daher keine Palingenesis im Sinne von F. Müller, Haeckel, O. Hertwig. Damit fällt auch der Begriff der Cenogenesis weg.

Der Zeitpunkt des Auftretens eines Charakters in der Ontogenese besagt nichts für sein phylogenetisches Alter. Denn der Befund, den ein Embryo liefert, bietet im Detail keine Wiedergabe ein und desselben phylogenetischen Stadiums, sondern er besteht aus nebeneinander gelagerten phyletisch jüngeren und phyletisch älteren Organstufen (Mehnert). Es treten im Laufe der Stammesgeschichte Durcheinanderschiebungen der einzelnen ontogenetischen Formbildungsprozesse ein. Erscheinungen dieser Art werden als „Heterochronien“ bezeichnet. Doch ist innerhalb ein und desselben Morphogenese das ontogenetisch Primäre auch als stammesgeschichtlich primär aufzufassen; dieser Grundsatz wird als das Prinzip des morphologischen Primats voraufgehender Formzustände eines Keimteiles gegenüber den nachfolgenden bezeichnet. Die Embryonalentwicklung ist daher als eine völlig sichere (wenn auch nicht vollständige) Urkunde für die historische Entwicklung der Art zu betrachten.

In einer Fußnote kommt Verf. auf die Frage nach der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ („Erwerbung vererbbarer Eigenschaften“ Schaxel) zu sprechen. Die Experimente, welche zu ihrer Lösung ausgeführt worden sind, scheinen dem Verf. nicht von dem in Rede stehenden Problem,

sondern von etwas ganz anderem zu handeln, nämlich von dem latenten Vorhandensein von allerlei Anpassungen, die auf gewisse Einflüsse hin manifest werden. Es wird also nichts neu erworben und daher nichts Erworbenes vererbt (siehe hierzu Goebel, Woltereck, Haecker. Der Ref.).
F. Alverdes, Halle.

Lebedinsky, N. G. Darwins geschlechtliche Zuchtwahl und ihre art-erhaltende Bedeutung. Habilitationsvortrag. Basel, 1918, 31 S.

Die Ausführungen basieren auf der Voraussetzung, daß in der Phylogeneese der Organismenwelt die Selektion einen mächtigen Entwicklungsfaktor darstellt; der Verf. spricht derselben nicht nur eine rein auslesende, sondern auch eine über die Grenzen der reinen Linien hinausgehende kumulierende Wirkung zu. Zunächst werden die verschiedenen Theorien besprochen, welche sich mit der Entstehungsursache jener sekundären (tertiären! Ref.) Geschlechtscharaktere beschäftigen, die mit der Reproduktion und Brutpflege nichts zu tun haben und denen scheinbar überhaupt kein besonderer Wert im Lebenskampfe zugesprochen werden kann (siehe z. B. die Unterschiede zwischen den Geschlechtern in Färbung, Körpergröße und Gestalt). Das Gemeinsame aller jener Charaktere, durch die sich die Männchen vor den Weibchen auszeichnen, liegt also darin, daß sie augenscheinlich keine für die Arten nützliche funktionelle Bedeutung besitzen; auch gedeihen die unter den gleichen äußeren Bedingungen lebenden Weibchen, ohne diese Auszeichnungen zu besitzen. Darwin führt die Entstehung der sekundären Charaktere auf zwei verschiedene Ursachen zurück: die bedeutendere Körpergröße sowie die Schutz- und Trutzorgane der Männchen auf den Kampf der Rivalen um die Weibchen; die „ästhetischen“ (Hesse) Merkmale (Farben, Ornamente, Sexualduft, Gesang, Liebesspiele) auf die wählende Tätigkeit der Weibchen. Gegen die Weibchenwahl wurden von späteren Autoren Bedenken erhoben; Verf. weist dieselben als unbegründet zurück; insbesondere lehnt er das Prinzip der geschlechtlichen Einschüchterungsauslese ab, welche Guenther zur Erklärung der sekundären Sexualcharaktere der Männchen an Stelle der geschlechtlichen Zuchtwahl einführt. Alle Theorien, die die geschlechtliche Auslese Darwins ersetzen sollen, bieten nach Ansicht des Verf.s keine annehmbare Erklärung für die Erscheinungen des Geschlechtsdimorphismus, indem sie ungenügend fundiert sind.

Verf. erörtert die Frage der geschlechtlichen Zuchtwahl von einem neuen Gesichtspunkt aus: welche Vorteile bieten die ästhetischen Geschlechtsmerkmale den Arten als Ganzes, nicht etwa den rivalisierenden Männchen allein? Welche Bedeutung kommt der geschlechtlichen Auslese im Haushalte der Arten zu? Bekanntlich besteht zwischen der individuellen Entwicklung der schmückenden Charaktere und dem Gesundheits- und Kräftevorrat der betreffenden Tiere ein enger Zusammenhang; außerdem sind — bei den Wirbeltieren wenigstens — die sekundären Geschlechtscharaktere in ihrer Ausbildung abhängig vom Zustande der Gonaden. Wohl scheiden hier nur die interstitiellen Zellen Hormone aus, doch ist der Zusammenhang zwischen diesen Zellen und den übrigen Blutdrüsen ein so enger, daß die normale Verfassung der Pubertätsdrüse eine direkte Vorbedingung des gesunden Zustandes des ganzen Organismus und somit auch der kräftigen Nachkommenschaft sein muß. Hieraus folgert der Verf. bezüglich der schmückenden Merkmale, man dürfe „aus dem Aussehen dieser Charaktere auf den Wert ihrer Besitzer als Zuchttiere schließen“. (Dieser letzte Satz erscheint dem Ref. etwas bedenklich.)

Geradeso, wie es einem Züchter nie einfällt, kränkelnde oder geschwächte Tiere zur Stammzucht zu verwenden, so „vermeidet“ es auch die Natur, gesundheitlich minderwertige Männchen zur Fortpflanzung zuzulassen: die durch die wählende Tätigkeit der Weibchen einen Vorsprung erlangenden schöneren und auffallender geschmückten Männchen sind nach Ansicht des Verf.s gleichzeitig die gesündesten und kräftigsten. Die geschlechtliche Zuchtwahl hat demzufolge die fortwährende Verbesserung des allgemeinen Gesundheitszustandes der Arten „zum Zweck“ und besitzt daher eine hohe arterhaltende Bedeutung. Die geschlechtliche Selektion ist also unter Umständen neben der Naturzüchtung wirksam. Während die eine Art einfach durch strenge Naturzüchtung auf gesundheitlich hohem Niveau gehalten wird, benötigt vielleicht eine andere, ihr nahe verwandte, aber in leichteren Bedingungen lebende Spezies einer verbessernden Mitwirkung der geschlechtlichen Zuchtwahl. Im allgemeinen ist für die Männchen der Kampf ums Dasein weniger hart als für die Weibchen. Es kann im Leben der Art ein Zustand erreicht werden, wo die Weibchen noch der Naturzüchtung unterstehen, die männliche Arthälfte aber bereits der richtenden Hand der geschlechtlichen Auslese bedarf.

Vom Standpunkt des Verf.s aus läßt sich nicht nur die Frage erklären, warum sich vielfach das männliche Geschlecht durch Zierate aller Art auszeichnet, sondern auch das Rätsel lösen, warum im Verlaufe der Stammesgeschichte die für die eigenen Artgenossen allzu gefährlich werdenden Kampfaffen in weniger gefährliche, dafür aber auffallendere Schmuckmerkmale umgewandelt worden sind. Man denke sich zwei Varietäten einer Art, von denen die eine auf dem Wege der ständigen Waffenverbesserung fortschreitet. Das allein auf besseren Waffen beruhende Übergewicht im Zweikampfe muß für die betreffende Varietät nicht nur nicht mehr vorteilhaft sein, sondern geradezu verhängnisvoll werden, denn nicht mehr Stärke und Gesundheit, sondern lediglich bessere Bewaffnung entscheidet. Das Gesundheitsniveau wird daher allmählich sinken, da die vorhandene Selektion nicht mehr in Richtung einer gesundheitlichen Verbesserung arbeitet. Bei der anderen Varietät trete gerade rechtzeitig (bevor die Waffen lebensgefährlich werden) neben den Kämpfen der Männchen noch ein anderer Faktor auf, nämlich derjenige, daß die Weibchen allmählich wählerisch werden und sich in den meisten Fällen nicht dem Sieger im Duell hingeben, sondern dem durch die Formenfülle der betreffenden Kampfaffen besonders auffallenden Männchen. Diese Varietät wird nach Ansicht des Verf.s kräftig und gesund bleiben, da durch die geschlechtliche Zuchtwahl nicht die besser bewaffneten, sondern die gesünderen Männchen den Vorrang erhalten.

F. Alverdes, Halle.

1. Palmgren, Rolf. Till Kännedommen om Abnormiteters Nedärfning hos en del Husdjur. Referat. Zur Kenntnis der Vererbung von Abnormitäten bei einigen Haustieren. Acta soc. pro fauna et flora fennica 44, Nr. 8. Helsingfors 1918. 22 S. m. 3 Tafeln.
2. Palmgren, Rolf. Tvenne bastarder mellan getbock och färtacka, födda i Högholmens zoologiska trädgård. In: Meddelanden af soc. pro fauna et flora fennica H. 44. Helsingfors 1918. S. 124/5.

Verf. hat im Zool. Garten Helsingfors Kreuzungen angestellt mit 1. Stummelschwanzkatzen, 2. Vierhornschafen. Er faßt sowohl die Stummelschwanzigkeit als die Vierhörnigkeit nach seinen Versuchen als dominante

Merkmale auf. In letzterem Falle kommt Zweihörnigkeit, das normale Verhalten, gar nicht vor. — Er hat außerdem 2 Bastarde eines solchen vierhörnigen Mutterschafes mit einem Ziegenbock hergestellt, die gleichfalls Vierhörnigkeit aufwiesen. B. Klatt.

Pézar, M. A. Transformation expérimentale des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés. Compt. rend. de l'ac. des sc. T. 160. 1915. S. 260—263.

Verf. hat 3 jungen Hühnern im Alter von 2, 7 und 8 Monaten das Ovar exstirpiert und festgestellt, daß Sporne und Gefieder nach der Operation wachsen wie bei den Hähnen. Es wäre sehr wünschenswert in Anbetracht dessen, daß die Mehrzahl der Untersucher die völlige Kastration eines Huhnes für unwahrscheinlich hält, wenn der Verf. eine ausführliche Schilderung seiner Untersuchungen, besonders auch seiner Methodik gäbe. B. Klatt.

Plate, L. Vererbungsstudien an Mäusen. Arch. Entw.-Mech. Bd. 44, 1918. Mit 1 Tafel und 5 Textabb.

1. Die Vererbung des Zobelanflugs bei Hausmäusen als Beispiel einer progressiven Mutation.

Von den orangefarbenen Mäusen (yellows) kommt eine zobelartige (sable) Spielart vor. Der für letztere charakteristische schwärzliche Zobelanflug ist in der Jugend sehr deutlich, verschwindet aber im Laufe des Lebens ganz oder teilweise, so daß die Zobelmaus in vielen Fällen schließlich rein orangefarbig wird. Unter Umständen kann die Zobelpigmentierung späterhin wieder erscheinen. Verf. teilt die von ihm gezüchteten Zobelmäuse in 3 Kategorien ein: schwarze, mittlere und gelbe, welche allerdings nicht scharf auseinandergehalten werden können, da sie — wahrscheinlich durch Mauser — allmählich ineinander übergehen. Diese Aufhellung vollzieht sich bei verschiedenen Individuen sehr verschieden rasch.

Verf. nimmt an, daß die Zobelmäuse aus den orangefarbenen hervorgehen, indem sich der Gelbfaktor Y mutativ in einen anderen Faktor Y' verwandelt. Y bewirkt das intensiv gelbe Pigment der orangefarbenen Mäuse und ist epistatisch über den Faktor B, welcher einen körnigen dunkelbraunen Farbstoff hervorruft. Y unterdrückt also die Bildung der letzteren Farbe. Y' hat dagegen nicht die Fähigkeit, die Bildung des dunkelbraunen Farbstoffes zu verhindern, woraus sich der schwarze Zobelanflug erklärt. Die Rückbildung des Pigments im Laufe des individuellen Lebens geht besonders rasch vor sich, wenn die Tiere den Faktor e enthalten; Ee-Mäuse zeigen zuweilen schon bei der Geburt keinen Zobelanflug, ee-Tiere besitzen so gut wie nie einen solchen. Zobelmäuse wie orangefarbige sind immer heterozygot; es kommt also auch kein Tier von der Zusammensetzung YY' vor. Zobelartige Tiere werden vielfach von orangefarbenen geworfen und letztere können auch bei Kreuzungen von Zobelmäusen untereinander auftreten. Jedoch gehen niemals orangefarbige Mäuse (mit den Faktoren Yy) aus nicht-orangefarbenen (yy) hervor, ebenso wenig wie Zobelmäuse (Y'y) von yy Tieren geworfen werden können.

Die Umwandlung von Y in Y' muß als Beispiel einer progressiven Mutation angesehen werden; Y' ist eine echte Erbinheit, obwohl es dem Y sehr nahe steht. Allerdings ist Y' nicht, wie die Mendelianer strenger Observanz die Erbfaktoren aufgefaßt wissen wollen, eine absolut konstante

Größe, sondern in weiten Grenzen variabel, wie denn überhaupt nach der (bereits in früheren Publikationen vertretenen) Ansicht des Verf. alle Faktoren in ihrer Wirkungsweise und daher wohl auch in ihrer chemisch-physikalischen Konstitution variieren. Es wurde nichts beobachtet, was für „Unreinheit der Gameten“ oder für dauernde Beeinflussung der einen Gamete durch eine andere spricht; experimentell durch Kreuzung kann man Y-Tiere nicht erzielen.

2. Die Vererbung der Weißscheckung bei Mäusen und ihre Erklärung durch polymere Faktoren.

Verf. vertritt die Ansicht, daß sich auch die Variabilität und Erbllichkeit der Scheckung ohne die Annahme von Gametenunreinheit oder von gegenseitiger Beeinflussung der Erbfaktoren erklären läßt. Weißscheckung ist bei Mäusen rezessiv gegenüber einfarbigem Haar; Durham und Hagedoorn glauben, daß sie auch in einer dominanten Form vorkomme; Verf. kann die hierauf bezüglichen Angaben nicht als beweisend anerkennen. Scheckung ist kein „partieller Albinismus“, denn gescheckte Tanzmäuse \times Albinos ergeben in F_1 gleichmäßig gefärbte Nachkommen. Scheckung und Albinismus haben also nichts miteinander zu tun, sondern sind vollständig unabhängig voneinander.

Die große Variabilität der Weißscheckung erklärt Verf. dadurch, daß er außer dem allelomorphen Paar $S =$ Einfarbigkeit (selfcolour nach Durham), $s =$ Scheckung eine Anzahl gleichsinniger Faktoren annimmt, deren Fehlen die Variabilität verursacht. Die einfarbigen Mäuse besitzen die Maximalzahl dieser Faktoren; fehlt einer, so entsteht der erste Scheckungsgrad, fehlen zwei, der zweite usw. Verf. glaubt auf Grund seiner Beobachtungen, auf 7 oder 8, wenn nicht noch mehr gleichsinnig wirkende Faktoren schließen zu müssen. Der niedere Grad der Scheckung dominiert also keineswegs über den höheren, da die verschiedenen Grade Glieder einer polygenetischen Reihe sind. Auf Grund der Annahme, daß Scheckung durch polymere Faktoren hervorgerufen wird, ist es verständlich, daß gescheckte Tiere einfarbige Junge werfen können, daß die Angehörigen der F_1 -Generation zuweilen über den Scheckungsgrad der Eltern transgredieren und daß auf jeder Stufe der Scheckung eine Selektion nach der einen oder anderen Richtung vorgenommen werden kann.

F. Alverdes, Halle.

Axt, Mary C. Die Beugemuskeln der Hinterextremität von *Emys blandingi*. Ein Beitrag zur Phylogenie dieser Muskeln. Morph. Jahrb. Bd. 50. S. 351—372. Mit 3 Fig. im Text und Tafel 15—22.

Bei den Cheloniern finden sich — nehmen wir das Skelettsystem aus — viele als primitiv anzusprechende Reptiliencharaktere vor; bei dieser Tiergruppe wird man daher den Schlüssel für das ungelöste Problem der Entwicklung der Flexorenmuskulatur der höheren Wirbeltiere suchen dürfen. *Emys blandingi* wurde aus dem Grunde zur Untersuchung gewählt, weil diese Art eine Muskulatur der Hinterextremität besitzt, die nicht nur derjenigen der höheren Vertebraten weitgehend ähnelt, sondern auch der der Amphibien verwandt erscheint. Die Arbeit zerfällt in 3 Teile: Der erste liefert eine Beschreibung der Innervation des Beckengürtels und der Hinterextremitätsmuskeln; im zweiten wird die Ventralmuskulatur des Gürtels und der Hinterextremität besprochen; im dritten Teil finden einige phylogenetische Probleme, die sich im Verlaufe der Untersuchung ergaben, eine Erörterung. Auf diese letzteren Darlegungen soll hier näher eingegangen werden.

Während bei den Amphibien die Flexoren der Hinterextremitäten sich noch als einheitliche Muskelfmasse darstellen, setzt bei den Reptilien eine Differenzierung in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht ein; infolge longitudinaler Spaltung sind kurze und lange Beuger gebildet worden. Außerdem haben sich bei *Emys* die kurzen Beuger in oberflächliche und tiefe Köpfe differenziert, innerhalb der Wirbeltierreihe wahrscheinlich einer der phylogenetisch ältesten Fälle. Der letztgenannte Spaltungsprozeß ist bei *Emys blandingi* übrigens wohl noch nicht völlig abgeschlossen, da sich innerhalb der Art starke individuelle Verschiedenheiten ergeben: bei manchen Exemplaren ist nur die 1. und 2. Zehe, bei anderen die 1.—4. Zehe mit beiden Muskeln ausgestattet. Die kurzen Zehenbeuger inserieren, indem sie in Sehenscheiden übergehen, in welchen die langen Beuger verlaufen. Bei Amphibien ist eine derartige Insertion bis jetzt noch nicht gefunden worden; hier inserieren die kurzen Beuger direkt an den Phalangen, ohne eine Scheide zu bilden. Dem bei *Emys* gefundenen Zustand entspricht jedoch ein Verhalten der Beuger bei den Monotremen. Der Plantaris ist bei *Emys* noch mit dem langen Zehenbeuger vereinigt, bildet also nicht, wie bei den höheren Wirbeltieren, einen selbständigen Muskel.

Ein anderes primitives Verhalten findet sich bei *Emys* hinsichtlich des Flexor tibialis und fibularis. Diese beiden Muskeln sind, ähnlich wie bei Amphibien und niederen Säugetieren, noch voneinander unabhängig. Bei höheren Säugetieren wird dagegen der letztere Muskel mehr oder weniger durch den ersteren ersetzt, wobei es zu Verschmelzungen kommen kann, die die Klarstellung der phylogenetischen Verhältnisse sehr erschweren. Auch der Gastrocnemius zeigt bei *Emys* einen sehr primitiven Zustand. Er ist ein Doppelmuskel und besteht aus einem medialen und einem lateralen Teile. Der mediale Kopf entspringt von der Tibia, der laterale vom Femur. Bei den *Mammalia* entspringt der ganze Muskel vom Femur; Glaesner hat jedoch die Vermutung ausgesprochen, daß bei ihren Vorfahren wenigstens der laterale Kopf vom Unterschenkel seinen Ursprung genommen habe. Dies scheint durch das Verhalten des medialen Kopfes bei *Emys* eine Bestätigung zu erfahren.

F. Alverdes, Halle.

Herwerden, M. A. van. De Infloed van Radiumstralen op de Ontwikkeling der Eieren van *Daphnia pulex*. Genetica 1919 I, S. 306—320.

Eine seit 8 Jahren bekannte Rasse von *Daphnia pulex* wurde unter dem Einfluß von Radiumbestrahlungen untersucht mit dem anfänglichen Ziel, während der Geschlechtsperiode Parthenogenesis auszulösen, oder umgekehrt bei parthenogenetischen Weibchen geschlechtliche Fortpflanzung zu ermöglichen.

Es wurden zwei Präparate von 0,7 (Kapsel A) und 3,1 (Kapsel B) mgr. Radiumbromid benutzt, auf deren Glimmerplatte die Objekte unmittelbar gebracht wurden.

Daphnia-Eier erwiesen sich im letzten Reifestadium empfindlicher als im Anfang, dagegen trat mit der embryonalen Entwicklung eine Zunahme der Widerstandsfähigkeit ein. *Gastruleae* wurden nach Bestrahlung von $3\frac{1}{2}$ Stunden noch zu Tieren, deren Brut dann allerdings nicht immer unbeschädigt war. Fast entwickelte Junge im Brutraum ertrugen eine 20-stündige Bestrahlung von A, ohne daß im allgemeinen ihre spätere Fruchtbarkeit litt. Nach Verlassen des Brutraums werden die Jungen durch Bestrahlung mit A schon in wenigen Stunden getötet. — Kurzstündige Bestrahlung eines Weibchens mit dotterreichen Eiern im Ovarium tötet die Eier, aber nicht

das Tier. Die Zahl der nächstfolgenden Bruten scheint hier gefördert. — Bei längerer Bestrahlung werden dagegen auch die Eier jüngerer Entwicklungsstadien vernichtet.

Aus bestrahlten Eiern erwachsen seltsam monströse Tiere, die bis auf eines, das aber eine normalgeformte Nachkommenschaft ergab, niemals geschlechtsreif wurden. Mutationen wurden also nicht beobachtet.

Tiere, die vor der Radiumbehandlung eine halbe Stunde in Uranyl-Nitrat (500 mgr. pro l) gebracht wurden, waren gegen die Bestrahlung bedeutend widerstandsfähiger geworden. —

Wurden die β -Strahlen ausgeschaltet, so verlor das Radiumpräparat einen großen Teil seines schädlichen Einflusses. Gegen die dann allein wirksamen γ -Strahlen waren die *Daphnia* weit unempfindlicher.

Mikroskopische Untersuchung nach Bestrahlungen ergab, daß der schädliche Einfluß des Radiums sich erst am Ende der Blastula-Entwicklung durch Ausfallen von Chromatin verrät, also viel später sichtbar wird, als er in Wirklichkeit vorhanden ist.

E. Stein.

Boas, J. Zur Beurteilung der Polydaktylie des Pferdes. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 4, 1917, S. 49—104 mit 1 Tafel und 50 Textabb.

Sämtliche Fälle von Polydaktylie beim Pferde lassen sich in zwei natürliche, grundverschiedene Kategorien einordnen; es handelt sich entweder 1. um Atavismen oder 2. um die Verdoppelung einer größeren oder kleineren distalen Partie des Fußes. Bei der Beurteilung, ob man es mit einem Fall der einen oder der anderen Kategorie zu tun hat, läßt sich in Zweifelsfällen durch Untersuchung des Carpus resp. Tarsus eine Entscheidung herbeiführen.

Gegenbaur war der erste, der vor kritikloser Anwendung des Begriffes Atavismus warnte und hervorhob, daß bei allen einschlägigen Erörterungen „vor allem der Atavus ins Auge zu fassen“ sei. Die nächsten mehrzehigen Atavi von *Equus* sind Formen wie *Hipparion*, dessen „Griffelbeine“ am distalen Ende je eine Zehe tragen (es handelt sich hierbei um die 2. und 4. Zehe). Eine atavistische Ausbildung anderer als dieser beiden Zehen findet sich beim rezenten Pferde nie; und auch das gleichzeitige Auftreten dieser zwei Zehen ist ein sehr seltenes. Dem Verf. sind nur zwei derartige Fälle bekannt geworden. Hier waren jedesmal sowohl Vorder- wie Hinterfüße bei sonst regelmäßiger Ausbildung mit beiden „*Hipparion*-Zehen“ ausgestattet. Als zweifellos atavistisch wird auch ein von Wood-Mason mitgeteilter Fall bezeichnet, in welchem aber nur die äußere Zehe an jedem Fuß (die 4. Zehe) zur Ausbildung gelangte. Dieses Vorkommnis ist deshalb von besonderem Wert, weil es der einzige sichere Fall von Ausbildung einer „*Hipparion*-Zehe“ bei gleichzeitiger regelmäßiger Ausbildung der 3. Zehe und der übrigen Gliedmaße ist. Denn es gibt eine ganze Anzahl von Fällen, die ihre atavistische Natur dadurch bekunden, daß eine 2. oder 4. Zehe ausgebildet ist; doch erweist sich dann stets die betreffende Extremität als mehr oder minder rückgebildet. Bei einigen Individuen betrifft die Abnormität nur eine Extremität, bei anderen tritt sie an mehreren oder allen 4 Gliedmaßen auf. „Die Rückbildung der Hauptzehe scheint die Ausbildung der Nebenzehen hervorgerufen zu haben“, meint der Verf. Demgegenüber ist Ref. der Ansicht, daß beide Erscheinungen auf eine gemeinsame Ursache zurückgehen, welche die Hauptzehe verkümmern ließ und gleichzeitig der — vielleicht in jedem Pferde vorhandenen — normalerweise latent bleibenden Anlage der „*Hipparion*-Zehen“ Gelegenheit zur Entfaltung gab.

Häufiger als auf Atavismus beruht die Polydaktylie beim Pferde auf einer Verdoppelung des Fußes: an der Medialseite des eigentlichen Fußes (des „ordinären“ Fußes nach der Ausdrucksweise des Verf.) ist ein anderer Fuß entstanden, der ein Spiegelbild des ersteren darstellt. Bald betrifft die Verdoppelung nur die Zehe allein, bald erstreckt sie sich bis in den Carpus resp. Tarsus hinauf; bei ein und demselben Tier kann die Abnormität an den verschiedenen Extremitäten in verschiedenem Maße ausgebildet sein. Meist ist der eigentliche Fuß größer als der ihm anhaftende überzählige; gelegentlich können die beiden Bildungen aber auch gleich groß sein. Bei Vorhandensein eines überzähligen Fußes ist der „ordinäre“ an der diesem zugewandten Seite etwas unvollständig. Die Verdoppelung tritt am Vorderfuße häufiger als am Hinterfuße auf. In einem einzigen Falle fand sich eine Dreifachbildung; dem eigentlichen Fuße war ein anderer angeheftet und diesem ein dritter; die Regel, daß der überzählige Fuß ein Spiegelbild des „ordinären“ ist, war auch hier eingehalten: der eigentliche Fuß war ein rechter, der nächste ein linker und der dritte wieder ein rechter. Bemerkenswerterweise saßen die überzähligen Bildungen nicht wie sonst der Medial-, sondern der Lateral Seite auf.

Eine Verdoppelung des Fußes, wie sie für das Pferd nachgewiesen wurde, ist nach Ansicht des Verf.s eine unter den Säugetieren weit verbreitete Erscheinung. Wirklich kritische Bearbeitungen des Materials liegen bis jetzt nicht vor. Beim Schwein beruht eine Überzahl von Zehen häufig (wahrscheinlich stets) auf Verdoppelung; beim Rind und Schaf sowie beim Menschen ist das gleiche der Fall. Im Literaturverzeichnis werden alle diejenigen Arbeiten aufgeführt, welche die Polydaktylie beim Pferde behandeln, und einer kurzen kritischen Besprechung unterzogen.

F. Alverdes, Halle.

Punnett, R. C. und P. G. Bailey. Genetic studies in poultry. I. Inheritance of leg-feathering. Journ. of Genetics VII, 1918.

Durch Kreuzungen zwischen Langshans und braunen Italienern (Leghorns) resp. Hamburgern hat der Verfasser festgestellt, daß der Unterschied der Befiederung dieser Rassen auf einem einzelnen genotypischen Unterschied beruht. Befiederung ist dominant doch recht unvollständig, es kommen sogar einzelne Fälle vor, wo ein Tier, das „Anlage für Befiederung“ besitzt, ganz „unbefiedert“ ist, die Nachkommenschaft eines solchen Tieres zeigt aber deutlich die Konstitution. Es ist wahrscheinlich, daß modifizierende Faktoren die Verbreitung der Befiederung beeinflussen, auch wird vielleicht die Intensität der Befiederung von Geschlechtsanlagen beeinflusst, jedenfalls zeigen Hähne eine bedeutend intensivere Befiederung wie die Hühner.

Die Verf. geben eine Übersicht früherer Experimente und machen es wahrscheinlich, daß in den von Davenport beschriebenen Fällen (Cochin \times Brahma) zwei gleichsinnige Faktoren tätig sind. Modifizierende Faktoren kommen auch hier vor.

Tage Ellinger.

Rasmuson, Hans. Zur Genetik der Blütenfarben von Tropaeolum majus. Botaniska Notiser 1918.

Obwohl die biologischen Verhältnisse bei Tropaeolum für Kreuzungsexperimente sehr ungünstig sind, so daß nur recht kleine Nachkommenchaften gezogen werden können, ist es dem Verfasser doch gelungen einige genotypische Unterschiede wahrscheinlich zu machen:

1. Hellgelb \times dunkelgelb, F_1 : dunkelgelb, F_2 : 28 dunkelgelbe : 10 hellgelbe (3 : 1).

2. Gelb \times rot.

Die Ergebnisse sind vielleicht in der Weise zu erklären, daß der Unterschied zwischen diesen Farben durch ein einziges Gen bedingt ist. Doch sind die homozygoten und die heterozygoten roten Blüten äußerlich unterscheidbar und außerdem wird die rote Farbe modifiziert, je nachdem ob sie auf dunkelgelber oder hellgelber Grundfarbe ausgebildet ist. Die Anzahl der F_2 -Pflanzen ist jedoch so klein (17), daß die Ergebnisse noch der Bestätigung bedürfen.

Tage Ellinger.

Rasmuson, Hans. Über eine *Petunia*-Kreuzung. Botaniska Notiser 1918.

Zwei Formen der *Petunia hybrida* wurden gekreuzt und zwar eine Pflanze mit Blüten, die weiß mit violetterm Anflug waren und blaue Antheren und Pollenkörner sowie blauen Schlund besaßen, und eine andere mit violetten Blüten, gelben Antheren und Pollenkörnern sowie gelbem Schlund. F_1 zeigte vier Typen: violette und dunkelviolette, beide mit entweder blauen oder gelben Antheren mit gleichfarbigem Schlund. Die Differenz zwischen violett und dunkelviolett ist aber unsicher. Pflanzen, zum gleichen Typus gehörend, wurden gegenseitig bestäubt und eine F_2 erzeugt, die aber unvollständig wurde. Es traten hier neben violetten und dunkelvioletten Blüten (als stark-gefärbte zusammengezählt) auch schwächer gefärbte in verschiedenen Abstufungen auf und zwar im Verhältnis 3 : 1 (282 : 98).

Die Nerven der Außenseite der Kronenröhre waren entweder dunkelviolett (49) oder fast grün (18), vielleicht auch eine monohybride Spaltung. Pflanzen mit gelben Antheren, Pollenkörner und Schlund gaben eine Nachkommenschaft nur aus „gelben“ bestehend, während solche mit blauen Antheren usw. 78 „blaue“ und 32 „gelbe“ Nachkommen gaben, wieder ungefähr das Verhältnis 3 : 1. Die Gene der Blütenfarbe und der Antherenfarbe wurden unabhängig vererbt.

Tage Ellinger.

Raunkiaer, C. Om Løvspringstiden hos Afkommet af Bøge med forskellig Løvspringstid. (Über die Sprossezeit der Nachkommen der Buchen verschiedener Sprossezeit.) Botanisk Tidskrift, Kopenhagen, Bd. 36, 1918.

Bekannterweise sind gewisse Buchen durch immer wiederkehrende besonders frühe oder späte Sprossezeit ausgezeichnet. Verf. hat die Nachkommenschaft fünf solcher Bäume in dieser Beziehung untersucht. Eine Anzahl Früchte dieser Bäume, die im „Tiergarten“ bei Kopenhagen wachsen, wurden 1915 in der Versuchsabteilung des botanischen Gartens zu Kopenhagen ausgesät. Im Frühjahr 1917 wurden die Beobachtungen gemacht, indem sie viermal (19., 24., 27. und 31. Mai) untersucht wurden. Die folgende Tabelle stellt die Resultate dar. Von den Mutterbäumen war Nr. 876 sehr spät, Nr. 877 und 878 spät, Nr. 879 früh und Nr. 880 sehr früh. Die zwei Zahlen in jeder Rubrik geben an, wie viele Prozente der jungen Pflanzen ganz und halb ihre Blätter an dem betreffenden Tag entwickelt hatten.

Mutterbaum	Nachkommen				
	Anzahl	19. 5.	24. 5.	27. 5.	31. 5.
876	32	3—49	16—47	53—34	87.5—12.5
877	43	5—44	23—58	65—28	93—7
878	46	9—50	31—52	61—35	98—2
879	18	39—33	61—33	83—17	100
880	35	46—37	80—17	85—11	100

Es geht deutlich hervor, daß die Sprossezeit genotypisch bedingt ist, aber ob dabei nur ein Faktor oder wohl eher mehrere (es kommen ja alle Übergänge vor) tätig sind, ist kaum zu entscheiden. Tage Ellinger.

Schulz, A. 1916. Über einen Fund von hallstattzeitlichen Roggenfrüchten in Mitteldeutschland. Ber. dtsch. bot. Ges. 34. S. 890—893.

Derselbe, 1918. Abstammung und Heimat des Roggens. Ebenda 36. S. 39—47.

Wesentlich Neues zur Abstammung des Roggens bringt die Arbeit nicht. Der Verf. stellt die schon in früheren Arbeiten (vergl. Gesch. d. kult. Getreide, 1913) dargelegten Unterschiede von *Secale montanum* i. e. S., *S. dalmaticum* und der wahrscheinlichen Stammpflanze des Saatroggens *S. anatolicum* zusammen; ausführlich wird ihre geographische Verbreitung erörtert und im Anschluß daran die Frage nach der Heimat des Saatroggens diskutiert. Der Verf. hält im Gegensatz zu Engelbrecht (Festschr. f. E. Hahn) nicht die nördliche Balkanhalbinsel für den Ausgangspunkt der Roggenkultur, sondern Turkestan; denn dort kommt *S. cereale* massenhaft verwildert vor neben seiner wildwachsenden Stammform *S. anatolicum*. Von dort ist er zu verschiedenen Zeiten nach Europa gebracht worden; schon hallstattzeitliche Funde zeugen davon.

[Über einen solchen berichtet die erste Arbeit: der Fund ist in der Nähe von Merseburg gemacht, unweit jener Stelle, aus der die Früchte von *Avena fatua* stammen. Damit ist das Gebiet des Roggenbaus für die Hallstattzeit, wo es bisher mit Sicherheit nur für Schlesien und die Oberlausitz festgestellt war, auch über Mitteldeutschland ausgedehnt.]

Secale anatolicum, in der Regel durch behaarte Halmspitzen ausgezeichnet, kommt auch in unbehaarten Sippen und Individuen vor. Auch nach der Länge der Deckspelzen zerfällt der wilde Roggen in mehrere Unterarten, die z. T. fließend ineinander übergehen. Besonders langgrannige Sippen kommen z. B. in Turkestan vor — von solchen leitet der Verf. den Saatroggen ab. Wie fließend die Merkmale auch der beiden anderen Unterarten von *Secale montanum* i. w. S., *S. montanum* i. e. S. und *S. dalmaticum* sind, die durch stets kahle Halme ausgezeichnet sind, zeigen die morphologischen Beschreibungen des Verf.s. So stehen macedonische Sippen deutlich intermediär in bezug auf Bereifung und Begrannung zwischen *S. montanum* und *dalmaticum*.

Thellung spricht in seiner Zusammenstellung (s. diese) die Vermutung aus, daß für die kahlstengeligen Saatroggenformen, wie *f. typica* Regel neben *Secale anatolicum* eine zweite kahlhalmige wilde Stammform anzunehmen sei. Wenn man indes die vom Verf. geschilderte Vielförmigkeit des *S. anatolicum*, gerade bezüglich des Merkmals Behaarung in Betracht zieht, so kann sehr

wohl *S. anatolicum* auch den kahlhalmigen Sippen den Ursprung gegeben haben. Denn es ist, was Thellung nicht erwähnt, beim Roggen zu berücksichtigen, daß es sich um eine allogame Pflanze handelt, die also einer stetigen Bastardierung ausgesetzt ist. Damit ist, mutative Variation vorausgesetzt, die Entstehung neuer homozygoter Sippen innerhalb der Formengruppe *S. anatolicum* gegeben; *S. anatolicum* ist als Sammelart aufzufassen und in diesem Sinne kann der Saatroggen in seinen verschiedenen Formen wohl polyphyletischer Abstammung sein.

E. Schiemann.

1. Nilsson-Ehle, H. 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. Bot. Notiser, 1917, p. 305—330, 1 Taf.
2. Kalt, B. und Schulz, A. 1918. Über Rückschlagsindividuen mit Spelzeigenschaften bei Nacktweizen der Emmerreihe des Weizens. Ber. dtsch. bot. Ges. 36, 1918, S. 669—671.

1. In reinen Weizenlinien vom Squarehead-Typus u. a. kamen spelzähnliche Mutationen zur Beobachtung, von denen drei ausführlicher untersucht und beschrieben sind. Die Mutante, die sich durch längere und lockere Ähren, spätere Reife, schwächeren Wuchs, spelzartige Ausbildung der Hüllspelzen auszeichnete, trat als Heterozygote auf und muß nach ihrem weiteren Verhalten als Verlustmutante angesehen werden. Das erbliche Verhalten dieser „Speltoid“-mutationen ist etwas verschieden, läßt sich aber unter einem Gesichtspunkt vereinen. Während nämlich die erste Mutante bei Selbstbefruchtung 50% normale Rückschlagsindividuen und 50% in gleicher Weise (durch 4 Generationen) spaltende gleich aussehende Speltoidheterozygoten gibt, treten bei den anderen beobachteten Mutationen außer diesen zwei Typen noch neue Speltoiden auf, die als die rezessiven Speltoidhomozygoten anzusehen sind.

Der Verf. nimmt an, daß der in Verlust geratene Faktor für normale (Kultur) Form auch normalen Wuchs und normale Ausbildung der Keimzellen bedingt. In den Heterozygoten werden nun in einem Geschlecht — wahrscheinlich, wie sich aus reziproken Kreuzungen ergibt, im männlichen — die mutierten Keimzellen ganz oder teilweise eliminiert; im ersten Falle scheiden die rezessiven Speltoidhomozygoten ganz aus, im zweiten Falle sind sie zugunsten der dominanten, Normalhomozygoten reduziert — je mehr das geschieht, um so mehr nähert sich das Verhältnis der Normalen zu den Speltoidheterozygoten dem 1:1. Es scheint, daß diese Reduktion um so größer ist, je größer die Abweichung des rezessiven Speltoiden vom Normaltypus ist — was wohl ein Ausdruck dafür ist, daß die Mutation dann stärker in die erbliche Konstitution eingegriffen hat. Vollständige Elimination des einen Typus hat Saunders bei Levkoyen gefunden.

2. Nilsson-Ehles Rückschlagsbeobachtungen bezogen sich auf die Dinkelreihe; Kalt und Schulz berichten über die gleiche Erscheinung bei Emmer. Die Verff. bauen seit 1906 eine Form von *Tr. turgidum* Sorte „Elefant“ an — die wie aus stetiger Spaltung einer Anzahl von Individuen geschlossen werden muß — aus einer Kreuzung zweier *turgidum*-Sippen: schwarze, behaarte Spelzen und schwarze Grannen \times helle, unbehaarte Spelzen und helle Grannen stammt. In der Nachkommenschaft treten in jedem Jahr eine Anzahl von Individuen auf, deren Spindel sich bei der Reife auf leichten mechanischen Eingriff (Stoß, Schlag usw.) in ihre einzelnen Glieder zerlegt. Dies ist als eine Rückschlagserscheinung zu *T. dicoccoides*, der mutmaßlichen Stammform

der Dinkelreihe, hin zu deuten, da die Spindeln der Nacktweizen, wenn sie brechen, zwischen, nicht in den Gelenken brechen. Das gleiche wurde in der konstant vererbenden Nachkommenschaft, also einer reinen Linie eines *Tr. durum* beobachtet. Bemerkenswert ist, daß in beiden Fällen ein festerer Spelzenschluß, der lange mit der Brüchigkeit der Spindel als korreliert galt und den auch Nilsson-Ehle bei seinen Speltoidmutanten fand, nicht beobachtet wurde. Dieser schien vielmehr von der Anzahl der Körner im Ährchen abhängig zu sein, in dem Sinne, daß bei größerer Körnerzahl (4 oder mehr) die Körner loser saßen als bei geringerer (3). Außer der Brüchigkeit der Ähren waren keine weiteren Abweichungen, die als Rückschläge zu *Tr. Spelta* betrachtet werden könnten, gefunden.

Übrigens fand schon Tschermack, daß die Korrelation zwischen festem Spelzenschluß und Brüchigkeit bei Weizen durch Kreuzung zu brechen sei. Das gleiche gilt nach Versuchen der Ref. auch für Gerste. Der Spelzenschluß der kultivierten Nacktgersten ist sehr lose; Kreuzung mit der brüchigen Wildgerste *H. spontaneum* erzeugt nichtbrüchige Formen mit so festem Spelzenschluß, daß die Ähre den Eindruck einer bespelzten macht; ebenso völligbrüchige Formen mitlosem Spelzenschluß.

E. Schiemann.

Kajanus, B. Kreuzungsstudien an Winterweizen 1918. Bot. Notiser, S. 235—244.

Kajanus macht kursorisch vorl. Mitteilungen über die Faktorenanalyse nach umfassenden Kreuzungen von *Triticum dicoccum*, *Spelta*, *turgidum*, *compactum* und *vulgare* — und knüpft daran Erörterungen über das Problem der Weizenphylogenie.

Die jetzt allgemein angenommene Zweiteilung (abgesehen von *Tr. monococcum*) in eine Emmer- und ein Dinkelreihe wird auch durch die obigen Versuche bestätigt. Die F_1 von Emmer \times Dinkel ist üppiger als die beiden Eltern, die F_1 zwischen den zwei Dinkelweizen geht vegetativ über die der Eltern nicht hinaus; die erste zeigt stark abgeschwächte, die letztere ungeschwächte Fertilität. *Tr. Spelta* ist von *dicoccum* auch nicht nur quantitativ durch die Dichte unterschieden, sondern qualitativ — der Spelzcharakter bleibt bewahrt, auch wenn er mit dichter Ährenform verbunden wird. Dasjenige Gen, das die dichte Form der Spelzweizen bedingt, ist wie die Faktorenanalyse beweist, das Dichtegen des *Tr. compactum*.

Trotzdem glaubt der Verf. einen engeren Zusammenhang zwischen *Tr. dicoccum* und *Spelta* annehmen zu müssen. Er vermutet, daß die ursprüngliche (nicht mehr bestehende) *Spelta*-Form dichtährig war und aus dieser durch Wegfallen der Spelzgenenanlage *Triticum compactum* hervorgegangen ist, so wie *vulgare* aus dem lockeren Spelz. Das dichtährige *Tr. Spelta* aber denkt sich der Verf. aus *Tr. dicoccum*-Kreuzungen hervorgegangen — wofür nur der eine Grund angeführt ist, daß nach *vulgare* \times *dicoccum*-Kreuzungen Formen mit „abgestutzten Hüllspelzen“ (*Spelta*-Merkmal) hervorgingen: ob auch *Tr. dicoccum* dasselbe *compactum*-Dichtegen enthält, wie der mutmaßliche ursprüngliche Spelz, was dann wohl voraussetzen wäre, ist nicht gesagt. Auch über die genaueren Merkmale anderer „speltoides“-Bastarde sind Angaben in dieser vorl. Mitteilung noch nicht gemacht: bis diese gebracht sind, fühlt man aber keine Nötigung zu einer Ableitung von *Triticum Spelta* aus *dicoccum*.

E. Schiemann.

Correns, C. 1918. Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, S. 1175—1180.

Die Versuche, über die an dieser Stelle (Bd. XX, S. 272) berichtet ist, durch Variieren der Pollenmenge die Abweichungen vom mechanischen Geschlechtsverhältnis zugunsten der Weibchen, wie sie bei *Melandrium* die Regel sind, zu verschieben, hatten zu der Erkenntnis geführt, daß bei dem heterogametischen Pollen die Weibchenbestimmer im Konkurrenzkampf um die Samenanlagen im Vorteil sind. Wurde die Konkurrenz durch Verwendung von nur wenig Pollen ausgeschaltet, so fand eine Annäherung an das mechanische Verhältnis 1:1 statt. Die neuen Versuche bringen volle Bestätigung. Beide Versuchsreihen vereinigt ergeben:

insgesamt bei 2256 Individuen aus Bestäubung mit viel Pollen 31,65% ♀

bei 2377 Individuen aus Bestäubung mit wenig Pollen 43,78% ♂.

Das Jahr 1918 hat mehr ♂ ergeben, als das Jahr 1917. Die Versuchspflanzen des Jahres 1918 waren die überwinterten Stöcke, die 1917 nicht geblüht hatten. Es wird daher die Vermutung ausgesprochen, daß die ♀ Pflanzen sich schneller entwickeln, als die ♂, so daß im Vorjahre bereits mehr ♀ zur Blüte gekommen waren. Doch sind die Grundlagen für diese Annahme noch nicht genügend gesichert und sollen noch weiter geprüft werden.

Durch Variieren der Pollenmenge konnte eine Abstufung im Geschlechtsverhältnis zwischen den beiden bisher gefundenen Extremen ermittelt werden, die darauf hinweist, daß schon bei der Verwendung von etwa 20 Pollenkörnern auf 1 Samenanlage das Maximum der Konkurrenz erreicht ist: bei Verwendung von mehr Pollenkörnern findet eine weitere Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses nicht mehr statt. Dieser Punkt ist jedoch noch experimentell festzulegen.

Wenn, wie in der ersten Arbeit angenommen wurde, die weibchenbestimmenden Pollenkörner wirklich durch schnelleres Wachstum der Pollenschläuche in der Konkurrenz obsiegen, so müssen nach dem Bau des Fruchtknotens in der oberen Hälfte mehr Weibchen entstehen als in der unteren — diese Annahme fand sich durch Untersuchung von 30 quer halbierten Kapseln bestätigt. Vorausgesetzt ist dabei, daß jedes Pollenkorn die sich ihm zuerst bietende Samenanlage befruchtet, was jedoch nur angenähert gilt, wie weiterhin gezeigt wird; denn bei Bestäubung mit sehr wenig Pollen liegen die Samen zwar vorwiegend — aber nicht durchweg — im oberen Teil.

Versuche über den Einfluß, den das Alter der Pollenkörner ausübt, sowie über die verschiedene Keimfähigkeit ♀ und ♂ Samen sind im Gange.

E. Schiemann.

Thellung, A. 1918. Neuere Wege und Ziele der botanischen Systematik, erläutert am Beispiele unserer Getreidearten. Naturw. Wochenschrift. N. F. 17, S. 449—458, 466—474.

Im vorliegenden Aufsatz sind, wie der Titel sagt, die neuen Wege und Ziele der botanischen Systematik zusammengestellt. War zur Zeit Linné's das Ziel der Systematik überhaupt erst, eine Ordnung in das Chaos nebeneinanderstehender Formen zu bringen, wobei man zunächst zu mehr äußerlichen Einteilungsprinzipien griff, so trat je länger je mehr der Entwicklungsgedanke als ordnendes Prinzip in den Vordergrund. Heute ist das Ziel einer jeden modernen Systematik die Aufstellung eines natürlichen Stammbaumes,

d. h. das System soll der Ausdruck der Phylogenie der Pflanzen — ebenso der Tiere sein.

Als Hilfsmittel kommen neben der früher allein benutzten beschreibend-vergleichenden Morphologie jetzt 2. die experimentelle Bastardforschung (vergl. hierzu Tschermack 1914, Ref. ds. Ztschr. Bd. XVIII, S. 49), 3. die Pflanzengeographie (Schule von Wettstein) und 4. die Serologie in Betracht. Der Verf. zeigt an der Hand der Getreidearten, wie diese Hilfsmittel zu benutzen sind und was sie bisher geleistet haben.

Beim Hafer ist die vergleichende Morphologie gut durchgearbeitet; sie hatte zunächst zur Aufstellung von zwei Reihen geführt, den *agrestes*, den Wildformen mit brüchiger Ährenachse und festem Spelzenschluß, und den *sativae*, den Kulturhafern mit zäher Ährenachse und lockerem Spelzenschluß (u. a. Merkmalen), die man unter sich für näher verwandt hielt, als die beiden Gruppen miteinander. Innerhalb dieser zwei Gruppen sind die einzelnen Formen aber sehr konstant und streng voneinander unterschieden, was Trabut vor allem festgestellt hat; Übergangsformen kommen nicht vor, während Zwischenformen zwischen den einzelnen Kultur- und Wildformen wohl bekannt sind. So war der Gedanke eines engeren Zusammenhanges der verschiedenen Kulturhafer mit den einzelnen verschiedenen Wildhafern gegeben. Hier greifen nun die anderen Methoden stützend ein; insbesondere hat die Serologie in bezug auf das Hafersystem wichtige Aufschlüsse gebracht (vergl. Ref. Zade ds. Ztschr. Bd. XIII, S. 299). Sie bestätigen die enge zuletzt erwähnte Beziehung; die Ergebnisse der Pflanzengeographie stehen damit zum mindesten nicht in Widerspruch; die experimentelle Bastardierung endlich hat bei Hafer in phylogenetischer Hinsicht nur wenig zutage gefördert; hier ist noch ein offenes Arbeitsfeld.

Für den Weizen liegen die Dinge ganz anders. Auch hier weist die morphologische Untersuchung auf eine doppelte Art der Differenzierung: einerseits die Reihen: Wild-, Spelz- und Nacktformen; andererseits 3 Reihen, die sich jeweils an *Triticum monococcum*, *dicoccum* und *Spelta* anschließen. Die Entscheidung zwischen den beiden Einteilungsweisen für die Abstammungsfrage helfen die Bastardierungs- und die serologische Methode erbringen, während die Pflanzengeographie hier noch versagt. Die Bastardierungsversuche bestätigen die Einzelstellung von *Tr. monococcum* und die Einteilung der übrigen in die zwei großen Verwandtschaftsreihen der Emmer- und Spelzweizen, in deren jeder die phylogenetische Entwicklung von der Wildform über einen bespelzten Weizen zum höher entwickelten Nacktweizen führt. Die Reihen: Wild-Spelz-Nacktweizen entstehen also wie die der *agrestes* und *sativae* beim Hafer als Konvergenzerscheinung.

Was den Roggen anbetrifft, der als allogame Pflanze innerhalb der Getreidearten auch vom phylogenetischen Standpunkt aus eine Sonderstellung einnimmt, so ist er nach dieser Richtung hin noch wenig bearbeitet; Morphologie und Pflanzengeographie weisen die Wege (vergl. Ref. Schulz,).

Bei den Gersten endlich liegen die Verhältnisse noch sehr im Argen. Die geringe Zahl bekannter Wildformen — es sind nur zwei sich anscheinend sehr nahe stehende Wildgersten, *Hordeum spontaneum* und *H. ischnatherum* bekannt — die fast unbegrenzte Kreuzungsfähigkeit und Fruchtbarkeit aller bekannten Sippen erschweren die Differenzierung; es ist bezeichnend, daß die langen Erörterungen, die der Verf. der Frage nach dem Stammbaum der zwei- und mehrzeiligen Gersten widmet, kein positives Ergebnis anführen können. Hier, meint der Verf., werde die Serologie berufen sein, Licht zu schaffen. Aussichtsreicher erscheint Ref. dagegen ein anderer Weg, dessen

Bedeutung der Verf. bei *Triticum* gestreift hat und der in die Bastardierungsmethode mit hineinfällt. Es gibt nämlich neben dem Kriterium der Ausführbarkeit und Fruchtbarkeit der Bastarde noch ein anderes Mittel, das uns über die Entwicklung der heutigen Formen Aufschluß geben kann, das sind die Rückschläge. Thellung weist auf diese Atavismen hin, wie sie nach Kreuzungen als Neukombinationen oder Mutationen (letztere auch ohne vorhergegangene Kreuzung) insbesondere auch von Vilmorin und Nilsson-Ehle bei Weizen und Hafer beobachtet sind und die sämtlich im Sinne der vorher skizzierten Stammbäume verlaufen. Darüber hinaus wird aber die Faktorenanalyse überhaupt an der Hand von Kreuzungen mit den Wildformen am ehesten den heute noch ganz hypothetischen Zusammenhang zwischen zwei- und mehrzeiligen Gersten aufdecken können.

Die Getreidearten boten dem Verf. nur ein Beispiel — selbstverständlich sind alle die angeführten Methoden auf jede andere Pflanzengruppe anwendbar. Es wird bald die eine, bald die andere Methode geeigneter sein und die größeren Erfolge erzielen; stets aber werden sie einander ergänzen und die Sicherheit der Ergebnisse vergrößern können.

Über den sachlichen Stand der Phylogenie der Getreidearten sei auf die Referate der Einzelarbeiten verwiesen; an dieser Stelle galt es mehr, die Methoden als solche zu charakterisieren.

E. Schiemann.

Schulz, A. 1915. Über einen Fund von hallstattzeitlichen Kulturpflanzen- und Unkräuter-Resten in Mitteldeutschland. Ber. dtsch. bot. Ges. 33. S. 11—19.

Derselbe, 1918. Abstammung und Heimat des Rispenhafers und des Fahnenhafers (*Avena diffusa* Neilr. und *A. orientalis* Schreb.). Ebenda 36. S. 229—232.

In einer sog. „Wohngrube“ aus der Hallstattzeit (= älterer Abschnitt der prähistorischen Eisenzeit) in Braunsdorf in der Nähe von Merseburg wurden zwischen verkohlten Resten auch kenntliche Reste von Weizen aus der Gruppe des *Trit. vulgare*, unkenntliche Saatgerste, Lein, *Vicia faba* usw. und als erster derartiger Fund in Deutschland: *Avena fatua* gefunden. Ein Teil der Samen ist spelzenlos und könnte auch zu *Avena sativa* gehören; die als Früchte erhaltenen dagegen sind als solche von *A. fatua* unverkennbar. Es wäre damit bewiesen, daß *A. fatua* schon in prähistorischer Zeit in Mitteldeutschland vorgekommen ist — ob als Unkraut oder angebaut, läßt sich nach diesem vereinzelter Funde natürlich nicht entscheiden.

Der Verf. vermutet, daß *A. fatua* in Kultur genommen sei (wie er ja auch im 18. Jahrh. in manchen Teilen Schwedens noch als Nahrungsmitteldiente), und daß sich aus ihm der Rispenhafer *A. sativa* entwickelt hat und zwar wahrscheinlich mehrmals, in Westasien, Ost- und Mitteleuropa. Dafür spricht auch der bei Kelten, Germanen und Slawen verschiedene Name des Hafers. Der zweite von *A. fatua* abzuleitende Kulturhafer, der Fahnenhafer *A. orientalis* ist sicher in Osteuropa und Westasien entstanden. In Deutschland ist der Flughafer wahrscheinlich wieder verschwunden und erst im 17. Jahrh. wieder eingeschleppt worden.

In der zweiten Arbeit verteidigt der Verf. diese seine Auffassung gegen Zade, der in seiner Monographie des Hafers diesen Fund nicht berücksichtigt und annimmt, *A. fatua* sei zuerst im 18. Jahrh. und zwar als Unkraut nach Deutschland gekommen, *A. sativa* dagegen im Orient durch Mutation entstanden und als Kulturform bei uns eingeführt worden. E. Schiemann.

Collins, E. J. Sex segregation in the Bryophyta. Journ. Genetics 8, 1914, S. 139—146, 1 Tafel.

Bateson spricht sich in einer kurzen Übersicht über die Entwicklung der genetischen Forschungen in den letzten 50 Jahren (Progress of Mendelism) im Jubiläumsheft der Nature (1919 Nr. 104, S. 214—216) gegen eine unbedingte Übertragung der Resultate der Morganschen Schule auf die Pflanzen aus. Während aus diesen Studien hervorgeht, daß die Mendelspaltung sich in der Reduktionsteilung vollzieht, seien bei Pflanzen auch andere Zeitpunkte möglich, ja zur Erklärung mancher Erscheinungen müsse man sie voraussetzen. Als solche werden angeführt:

1. Die vegetative Spaltung variegater Pflanzen
2. Die als sex-linkage bezeichnete Erscheinung, aus der hervorgeht, daß ♂ und ♀ Organe verschiedene Erbfaktoren tragen.
3. Regenerationserscheinungen bei Moosen.
4. Die Entstehung der rogues.

Zum 2. und 3. Punkt liefern die nachstehenden Arbeiten Belege.

Collins knüpft an die bekannten Experimente von E. u. E. Marchal an; diese Autoren hatten auf Grund ihrer Versuche die Theorie aufgestellt, daß die Geschlechtstrennung bei den Moosen an die Reduktionsteilung gebunden ist. Dieser Theorie entsprechend, hätten alle apospor aus dem Sporophyten gewonnen 2x-Pflänzchen Hermaphroditen sein müssen; es fanden sich jedoch neben 1579 ♂ und 5 ♀ nur 154 Zwitter. Marchals sahen die ♂ als potente Zwitter an, bei denen das ♀-Geschlecht nur unterdrückt war. Es mehrten sich aber die Beispiele, die sich der Theorie nicht fügen wollten. Der Verf. liefert einen weiteren Beitrag durch Regenerate von *Fumaria hygrometrica*. Dies Moos ist monözisch; die Achse schließt mit einem ♂-Blütenstand; unterhalb desselben entspringt als Seitensproß eine Achse, die mit dem ♀-Blütenstand abschließt. Diese Anordnung wird nie unterbrochen, wohl aber kann mitunter die Ausbildung der Seitenorgane unterbleiben und somit ein scheinbar ♂-Stock entstehen, was zur Angabe, F. hydr. sei diözisch, geführt hat. Der Verf. gewann Regenerate 1. aus Antheridien eines rein ♂-Gametangiums, 2. aus den Perigonblättern und 3. Kulturen aus Sporen einer reifen Kapsel. Während die Sporenkulturen normalerweise fruktifizieren, gingen aus den beiden Regeneraten nur rein ♂-Stöcke hervor. Es muß also eine Geschlechtstrennung im haploiden Gewebe, eine somatische Spaltung erfolgt sein. Hierzu stimmt auch die Tatsache, daß nach Marchal bei *Fumaria* ♂- und ♀-Achsen aus demselben Protonema hervorgehen können (auch dies kann Diözie vortäuschen). M. a. W.: Der Ort der Geschlechtstrennung ist nicht fixiert; er kann an verschiedenen Stellen im Leben der Pflanze stehn; er kann dabei bis zur Sporogenese zurückverschoben werden. Damit wird die Diözie ein Grenzfall der Geschlechtstrennung und das Nebeneinanderbestehen von Diözie, Monözie und Autözie bei Moosen verständlich. In einer schematischen Figur sind diese Typen der Geschlechtstrennung anschaulich dargestellt.

Im gleichen Gedankenkreis bewegt sich auch die im Anschluß besprochene Arbeit von Bateson und Sutton. E. Schiemann.

Bateson, W. and Sutton, Ida, 1919. Double flowers and sex-linkage in *Begonia*. Journ. Genetics 8, S. 199—201, 1 Tafel.

Bei Versuchen zur Klärung der Erbliehkeitsverhältnisse gefülltblühende Pflanzen stießen die Verf. auf ein eigenartiges Verhalten von *Begonia Davisii*

Der Blütenstand der monöcischen Begonien schließt mit einer männlichen Blüte ab, unterhalb derselben entspringen 1 oder 2 weibliche Blüten, die jedoch durch eine in gleicher Weise aufgebaute Infloreszenz ersetzt werden können. Danach kann man die ♂-Blüte in bezug auf das Geschlecht als rezessiv auffassen, während die Infloreszenz, bezw. die ♀-Blüte, die das ♂-Geschlecht latent enthaltende weibliche Heterozygote darstellt. Die ♂-Blüten allein sind gefüllt. Da im allgemeinen Einfachheit der Blüten dominant ist, so erhält man aus der Kreuzung gefüllt \times einfach in F_1 einfache Blüten. Wird aber die einfachblühende *B. Davisii* als Pollenpflanze benutzt, so erhält man bei Bestäubung jeder beliebigen gefülltblühenden Pflanze ausschließlich gefülltblühende Nachkommen. Bei Selbstbestäubung ist *Davisii* konstant einfach. Es tragen daher alle Pollenkörner bei *B. Davisii* den Faktor für gefüllte Blüten, alle Eizellen den Faktor für einfache Blüten. Die Faktoren sind also mit den Geschlechtsfaktoren gekoppelt. Da nun die Infloreszenz von *Begonia* in der oben geschilderten regelmäßigen Weise aufgebaut ist, so muß die Trennung des Geschlechts (und der mit ihr gekoppelten Eigenschaft) schon vor der Bildung der ♂-Blüten vollzogen sein. Erfolgte sie erst bei der Reduktionsteilung, so müßten im Pollen Reste degenerierter Pollenkörner — die den ♀-Faktor tragen — vorhanden sein; dem widerspricht das Bild gleichmäßig wohl ausgebildeten Pollens. Die Verf. kommen also auch hier wieder zu dem Schluß, daß die Geschlechtstrennung — und diese ist ja nur ein Fall Mendelscher Spaltung — nicht notwendigerweise an die Reduktionsteilung gebunden ist.

Dieser Zusammenhang ist uns aber, nicht nur durch die Morganschen Arbeiten, sondern auch durch die Versuche mit *Phycomyces*, *Chlamydomonas*, mit Bienen, sowie die Pollenuntersuchungen Renners auch für Pflanzen geläufig geworden. Wenn daher auch Collins in seiner Arbeit erwähnt, daß Allen bei *Sphaerocarpus Donelli* Unterschiede in den Geschlechtschromosomen konstatiert hat, so taucht die Frage auf: Welche Vorgänge spielen sich in den somatischen Zellen ab, die uns eine in gleicher Weise befriedigende Grundlage für eine materielle Scheidung der Geschlechter und Verteilung der Erbfaktoren liefern, wie es die Reduktionsteilung tut. Auch Collins hat diese Frage nicht berührt; sie bildet aber eine Seite des Problems, das durch seine hübschen Versuche wiederum aufgerollt ist.

Was die experimentellen Ergebnisse der Bateson-Suttonschen Arbeit bezügl. der Füllung betrifft, so ist folgendes zu sagen. Die seit 1908 durchgeführten Versuche mit Begonien haben ergeben, daß es sich bei der Füllung der Blüten um einen sehr komplizierten Vererbungsmodus handelt. Einfache Blüte dominiert, aber die Verhältniszahlen sind sehr schwankend. Es wird betont, daß dieser Charakter, der in den meisten Fällen strengen Gesetzen folgt, in diesem besonderen Fall der Begonien große Unregelmäßigkeiten zeigt, eine Erscheinung, die auch sonst gelegentlich beobachtet ist. Das eigenartige Verhalten von *Begonia Davisii*, einer natürlich vorkommenden Sippe, wurde durch Kreuzungen geprüft. Die 405 mit *Davisii* als Vater gewonnenen F_1 -Pflanzen waren sämtlich gefüllt. Die feste Koppelung der Füllung mit dem ♂-Geschlecht ermöglicht es, *B. Davisii* als Pollenpflanze an Stelle gefülltblühender Sippen zu verwenden, die stets nur wenig Pollen liefern. — Nicht ohne weiteres verständlich ist das Verhalten der Eizellen: So ergab *B. Davisii* bestäubt mit Pollen der gefüllten *B. Lloydii* neben 72 einfachen 42 petaloide Pflanzen. Mit der Annahme, die Eizellen von *Davisii* trügen rein den Faktor für gefüllt, ist das nicht vereinbar; hier müssen weitere Untersuchungen folgen.

E. Schiemann.

Schellenberg, G., 1919. Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten. Beih. z. Botan. Zentralblatt 37, Abt. I, S. 1—39.

Die noch immer auf Moose vielfach angewandten Ausdrücke monözisch und diözisch sind fallen zu lassen, da sie sich auf die uni- bzw. bisexuelle Natur des Sporophyten beziehen. Statt dessen greift der Verf. die von Blakeslee eingeführten Bezeichnungen homo- und heterothallisch auf. Als Thallus bei den Moosen im ontogenetischen Sinne ist Protonema + Moospflanze anzusehen. Der Sporophyt ist immer von einer Art, also stets homophytisch.

Heterothallisch sind nur solche Moose, die von der Spore ab unisexuell sind; die Sporen sind meist gleich: Heterosporie ist bei Moosen sehr selten (*Macromitrium*). Dies führt den Verf. auf die Frage der Zwergmännchen. Bei den Zwergmännchen sind zwei Arten zu unterscheiden.

1. Die heterothallischen Moose, die aus Sporen hervorgehen (Phyllo-diöcie), z. B. *Macromitrium* (selten).

2. Die homothallischen Moose, die aus sekundärem ♀-Protonema hervorgehen (die meisten bekannten Zwergmännchen, *Dicranum*).

Wenn auch im allgemeinen die ♂-Stände weniger Baustoffe brauchen als die ♀, so läßt doch das Geschlecht sich durch Ernährung nicht verändern, sondern schlechte Ernährung führt zur Verkümmern und eventuellen Unterdrückung der Sexualität. Zwar entstehen Zwergmännchen meist an alternden Geweben, insofern also unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen; aber „die Ernährungsfrage ist in diesem Fall doch mehr eine innere und nicht eine rein äußere auf den ungünstigen Standort zurückzuführende.“ Die Eigenschaft Zwergmännchen hervorzubringen ist also erblich fixiert.

Als homothallisch sind endlich auch viele der als diözisch bezeichneten Arten zu rechnen, die ♂ und ♀-Gametophyten zwar getrennt, aber am gleichen Protonema tragen, also einer Spore entstammend (Pseudoheterothallie). Es ist also die Entwicklungsgeschichte zu befragen. Das Protonema kann absterben oder ausdauern (Rhizautözie); prinzipiell stehen beide Formen bezügl. der Geschlechtstrennung gleich, in der Jugend sind sie nicht zu trennen.

Homothallisch i. e. S. sind diejenigen Moose, wo ♂ und ♀-Organe am gleichen Gametophyten entstehen; die hierher fallenden Begriffe: autözisch, parözisch, synözisch usw. faßt d. Verf. als homözisch zusammen, während solche, die sowohl pseudoheterothallische als homözische Verteilung aufweisen, als polyözisch bezeichnet werden.

Über die Phylogenie läßt sich noch nicht mit genügender Sicherheit urteilen; der Verf. stellt die rhizautözischen Moose voran, leitet von diesen die pseudoheterothallischen ab. Durch Rückverlegung der Geschlechtstrennung bis zur Sporenbildung führt der Weg dann zu den heterothallischen Formen. (Über die Art der Geschlechtstrennung vgl. die Arbeit von Collins. Ref. S. 296). Andererseits führt von den rhizautözischen Moosen die entgegengesetzte Entwicklung zu den homözischen; bei den polyözischen ist das Verhalten noch schwankend.

In einem zweiten experimentellen Teil geht der Verf. von folgender Überlegung aus: Wenn *Funaria* dem sympodialen Typus angehört, so müssen bei reicher verzweigten Pflänzchen alle Sprosse außer dem letzten männlich sein. Diese Annahme wurde bestätigt einmal durch natürlich beobachtetes Material und zweitens durch Experimente. Durch Dekapitieren des ♂-Endsprosses konnte die Ausbildung der ♀-Endachse zugunsten mehrmaliger Anlage ♂-Sprosse hinausgeschoben werden. Kausal ist dies wohl durch die

Herabsetzung der Assimilation bedingt, infolge deren die Nährstoffe zur Ausbildung des ♀-Sprosses nicht ausreichen. Der entgegengesetzte Versuch, durch besonders gute Ernährung an der primären Achse Archegonien zu erzeugen, scheiterte. Doch sieht der Verf. die Abhängigkeit der Ausbildung ♂ oder ♀-Geschlechtsorgane bei homothallischen Moosen von der Ernährung als gesichert an.
E. Schiemann.

Sperlich, Adolf. Die Fähigkeit der Linienhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor. Sitzber. Akad. Wiss. Wien: Math.-naturw. Klasse, Abt. I, 128, 1919, S. 379.

Sperlich, Adolf. Über den Einfluß des Quellungszeitpunktes, von Treibmitteln und des Lichtes auf die Samenkeimung von *Alectorolophus hirsutus* All.; Charakterisierung der Samenruhe. Ibid. S. 477.

Das Keimprozent der grünen Halbschmarotzer, mit deren Untersuchung sich ja bekanntlich in erster Linie Heinricher beschäftigt hat, zeigte sich bei den bisherigen Versuchen, zu denen das Samenmaterial zumeist der freien Natur oder Populationen irgendwelcher Art entnommen war, sehr wechselnd, sehr oft, trotz peinlichster Auswahl kläglich, manchmal befriedigend, nie voll (I. 381). Im Anschluß an frühere Untersuchungen mit *Rhinanthoideen* ging Verf. diesen auffälligen Verhältnissen bei *Alectorolophus hirsutus* nach und ist in langjährigen Versuchen (1912–1918) nunmehr zu sehr bemerkenswerten Resultaten gekommen, über welche in den beiden vorliegenden Abhandlungen berichtet wird.

Die allgemeinen Keimungsverhältnisse der Samen von *Alectorolophus hirsutus* sind zunächst kurz zu charakterisieren wie folgt: „Die Keimlinge erscheinen nie im Jahre der Reife, sondern frühestens im darauffolgenden Frühjahr, die Samen keimen zum Teil im ersten, zum Teil im zweiten, vereinzelt auch erst im dritten Jahre nach erlangter Reife und zwar stets und ausschließlich zur selben Periode — im Frühling; die Notwendigkeit eines von einem Wirt ausgehenden Reizes besteht nicht.

Es fragte sich aber nun, worauf die so verschiedene und zumeist mangelhafte Keimfähigkeit der Samen dieser Pflanze beruht. Zunächst werden zahlreiche Vorversuche darüber angestellt, ob zwischen bestimmten Verhältnissen der samenliefernden Mutterpflanze, der Entstehung und Reifung der Samen und der Keimkraft irgendwelche Beziehungen bestehen. Die Versuche führten ebenso zu negativem Resultat, wie die, welche feststellen sollten, ob der äußeren Samenbeschaffenheit, der Samengröße oder anderen ähnlichen Faktoren ein Einfluß auf das Keimungsergebnis zukommt. Nachdem dies festgestellt war, legte sich nun Verf. die Frage vor, ob vielleicht für das Keimungsergebnis verschiedene Genotypen verantwortlich seien, woraus sich die Notwendigkeit ergab, zu versuchen, ob sich nicht durch Zucht reiner Linien aus der Population Typen gewinnen ließen, die sich hinsichtlich der Samenkeimung gleichartig verhalten. Diese aufs sorgfältigste durchgeführte Zucht in reinen Linien führte nun Verf. wenn auch nicht zu den erwarteten, so doch zu wichtigen anderen Resultaten.

Es ergab sich zunächst bei Zucht von 4 solchen Linien durch vier Generationen, daß die einen nach und nach immer mehr an Keimfähigkeit verloren, die eine am Ende dieser 4 Jahre sogar ganz ausstarb, während andere die Keimfähigkeit in hohem Maße beibehielten, ja in manchen Fällen sogar bisher noch nie beobachtete Keimprozentage bis zu 100 erbrachten. Dabei erwies sich aber andererseits, daß diese verschiedenen Keimprozentage

nicht genotypisch bedingt sind, daß vielmehr auch innerhalb der reinen Linien der Keimungserfolg nicht konstant bleibt. Auch in den besten Linien treten stets mehr oder weniger Individuen auf, die in der Hervorbringung keimfähiger Samen geschwächt waren und deren Nachkommen dann im Laufe weniger Generationen vollkommen wegen mangelnder Keimfähigkeit der Samen ausstarben. Mit dieser mangelnden Keimfähigkeit der Samen braucht aber durchaus keine Schwächung der Individualentwicklung verbunden zu sein, wenngleich sie im Laufe der Entwicklung hinzutreten kann. Es ist indessen ausdrücklich hervorzuheben, daß man weder den vegetativen Individuen, noch den Samen ihre Keimfähigkeitsschwächung äußerlich anzusehen vermag. Schwächliche Keimer können noch durch Generationen individuell kräftige Nachkommen hervorbringen, individuell sehr kräftige Pflanzen aber durchaus keimunfähigen Samen liefern. Es hat sich nun weiterhin einmal gezeigt, daß ein Samen um so sicherer geschwächte Pflanzen hervorbringt, je später er keimt. Schon die in der ersten Keimperiode spät keimenden Samen lassen Stämme hervorgehen, welche im Laufe weniger Generationen sicher zugrunde gehen und aussterben, auch wenn sie noch so sorgfältig gepflegt und gut ernährt werden, noch mehr ist das bei Samen der Fall, welche erst in der zweiten Vegetationsperiode auskeimen. Das Keimprozent und die Möglichkeit dauernd ungeschwächte Stämme zu erziehen, hängt von der Rangordnung der Kapseln an der Pflanze ab. Die Kapseln höherer Rangordnung bringen stets mehr oder weniger bald aussterbende Stämme hervor, während die an den ersten Nodi der Hauptachse entstandenen Kapseln dauernd lebensfähige Stämme hervorzubringen pflegen, wobei aber noch zu beachten ist, daß, je fruchtbarer ein Individuum ist, um so eher der Zusammenhang zwischen mangelnder Keimfähigkeit der hervorgebrachten Samen und der Rangordnung hervortritt. Vollkeimung der Samen im ersten Frühjahr nach der Reife, sagt Sperlich, ist erreichbar. Sie kann erwartet werden, wenn die Mutterpflanze selbst einer frühen Ernte entstammt und ihre Aszendenz Jahr für Jahr aus frühen Nodien erwuchs, wenn sie jedoch ein bestimmtes Maß individueller Entwicklung nicht überschreitet.

Verf. nennt die Fähigkeit vollwertige, die Weiterexistenz der Art verbürgende Nachkommen oder vollwertige existenzfähige Linien zu erzeugen, phyletische Potenz. Er will damit diese Fähigkeit von der gebräuchlichen, sich auf das Verhalten während des Individuallebens beziehenden Auffassung der Fortpflanzungsfähigkeit deutlich und unzweifelhaft trennen. Das dem einzelnen Individuum zukommende Maß dieser Potenz ist in jedem Falle abhängig von seiner Aszendenz, erkennbar aber erst in der Deszendenz. Die Weiterexistenz der Art ist, wie Verf. sich ausdrückt, gewissermaßen auf das Majoratsrecht der ersten kräftigen Samen gegründet.

Die stofflichen Grundlagen der phyletischen Potenz sucht Verf. im Keimplasma, da die Erschöpfungssymptome erst jenseits des Individuums bemerkbar werden. Ob sie dem eigentlichen Idioplasma angehören, will Verf. noch nicht entscheiden, da die bisherigen Kreuzungsversuche zwischen geschwächten und ungeschwächten Individuen noch zu keinem bindenden Ergebnis geführt haben, es dürfte aber wohl kaum anzunehmen sein. Das Wesen seiner phyletischen Potenz sucht er in der feineren Zusammensetzung des Plasmas und nimmt an, daß in den Fällen der Schwächung die enzymatische Ausrüstung nicht den Erfordernissen des regelrechten Stoffwechsels entspricht.

Soweit die Grundtatsachen. Wir kommen nun zur Besprechung einiger Begleiterscheinungen und einigen Schlußfolgerungen.

Mit der Schwächung der phyletischen Potenz verbunden fand Verf. häufig das Auftreten von verschiedenerlei Anomalien, teratologischen Erscheinungen verschiedener Art usw., wie Chorise, Vermehrung der Carpelle und Stamina, Tri- und Synkotypie usw. Da geschwächte Individuen sich oft noch vor ihrem Aussterben durch Generationen fortpflanzen, so wäre in manchen Fällen vielleicht eine scheinbare Erblichkeit durch diese phyletische Potenz erklärt. Besonders interessant sind in dieser Hinsicht auch die Beziehungen, welche Verf. zwischen seiner Schwächung der phyletischen Potenz und den Zwergformen in der Gattung *Oenothera* usw. konstruiert, wozu wir aber die Leser auf das Original verweisen.

In interessante Beziehungen zu seiner phyletischen Potenz bringt dann Verf. auch seine Versuche, welche sich mit der Beeinflussungsmöglichkeit des Keimungsablaufes durch äußere Bedingungen beschäftigen, und die hauptsächlich in der zweiten Arbeit niedergelegt sind. Hier wird zunächst gezeigt, daß vom Juni bis November der Zeitpunkt des Anbaues der Samen von keinem Einfluß auf den Zeitpunkt der Keimung ist, der Same beginnt immer erst im Dezember zu keimen. Eine Abkürzung dieser Sommerruhe ist mit den verschiedensten Mitteln nicht oder doch nur in zwei hier nicht näher zu besprechenden Ausnahmefällen gelungen, ein Zeichen, daß diese Sommerruhe zu den spezifischen Eigentümlichkeiten der Samen von *Alectorolophus* gehört. Anders verhält es sich beim Dezember- und Januaranbau. Hier setzt die Keimung ziemlich regelmäßig ungefähr einen Monat nach dem Anbau ein, während bis zum April hin der Same nach und nach wieder in den ursprünglichen also keimungsunfähigen Zustand zurückversinkt, der dann erst vom kommenden Dezember ab bei den restierenden Samen z. T. wieder aufgegeben wird. Während der Keimperiode im Keimbett erweist sich nun der Same von *Alectorolophus* in seiner Allgemeinheit — im Gegensatz zu den Angaben von Kinzel — weder als Licht- noch als Dunkelkeimer. Es ergibt sich aber die besonders interessante Tatsache, daß das Keimprozent der Samen geschwächter phyletischer Potenz in ganz erheblichem Maße durch das Licht erhöht wird, woraus Verf. schließt, daß das Licht gewisse Mängel in der inneren Verfassung des Samens, die er sich wieder in der Enzymstruktur vorstellt, zu ersetzen imstande ist.

Auf sehr vielerlei interessante Einzelheiten der Arbeit, wie der Feststellung des heterozygotischen Vorkommens zweier Korollentypen in der freien Natur und der sich daraus ergebenden pflanzengeographischen Zusammenhänge, auf die Zusammenhänge des ausgeprägten Saisondimorphismus der Art mit den beobachteten Keimungsverhältnissen usw. kann hier nicht näher eingegangen werden. Ebenso kann ich nur noch darauf hinweisen, daß die Untersuchungen des Verf. ohne Zweifel für die verschiedensten Fragen der Keimungsphysiologie einerseits, der Vererbung andererseits von besonderer Bedeutung sein werden.

E. Lehmann.

Kirstein, K. 1918. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaft innerhalb der Pflanzengruppe der Gymnospermae. Diss. Königsberg 1918, 70 S.

Nach den üblichen serologischen Methoden (Konglutination, vergl. Ref. ders. Ztschr. XIX, 1918, S. 134) ist die Eiweißverwandtschaft der Coniferen unter sich und mit den ihnen vermutlich nahestehenden Gruppen untersucht werden. Als Immunsera wurden solche von *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Taxus*, *Ginkgo* und *Cycas* verwandt. Nach der Stärke, bezw. dem negativen Ausfall der Reaktionen kommt der Verf. zu

folgenden Schlüssen: Der völlig negative Ausfall der Reaktionen nach *Cycas* hin, der unzweideutige, wenn auch sehr schwache nach *Selaginella* hin, zeigt, daß der Anschluß der Coniferen nicht an die Cycadaceen geht, sondern an die *Lycopodiales ligulatae*; der Verf. will sie nicht an die Selaginellen selbst anschließen, sondern an fossile Formen, etwa die Lepidodendraceen. Da auch *Taxus* und *Gingko* mit *Selaginella* negativ reagierten, so ist der Anschluß an die Abietineen zu setzen, die damit die ältesten Gymnospermen repräsentieren. Die positive — wenn auch gleichfalls nur schwache — Reaktion mit Magnoliaceen, die in umgekehrter Richtung Lange gelang (vergl. a. a. O. S. 134), weist auf den Zusammenhang mit den Angiospermen hin und führt den Verf. zu nachstehenden Folgerungen bezüglich der Homologien. Die Tragschuppe der Coniferen ist homolog dem Makrosporophyll der *Lycopodiales ligulatae*, die Fruchtschuppe homolog der Ligula (wie übrigens auch Sachs, Eichler und Masters die Morphologie erklären). Demnach ist der Coniferen-Strobilus eine Blüte, keine Infloreszenz, die Zapfen der Coniferen sind denen der Lepidodendraceen gleichgestellt. Aus ihm geht die Blüte der Magnoliaceen (positive Serumreaktion) hervor, aus der dann die Angiospermenblüte leicht abzuleiten ist. Damit wird die Pseudanthienlehre, die u. a. Wettstein vertritt, nach der der Coniferenzapfen eine Infloreszenz ist, zugunsten der oben kurz angedeuteten Strobiluslehre abgelehnt — bekräftigt durch den negativen Ausfall der Reaktion von den Coniferen zu den Amentales, die nach der Pseudanthienlehre am Anfang der Angiospermen stehen.

Die Reduktion der Ligula verfolgt nun der Verf. in verschiedenen Entwicklungsreihen innerhalb der Coniferen, der er, in Übereinstimmung mit den serologischen Resultaten eine höhere phylogenetische Bedeutung beimißt, als der Übereinstimmung der Haploid-Phasen bei Cycadaceen und Coniferen. In dieser Übereinstimmung sieht der Verf. eine Konvergenzerscheinung, wie sie in gleicher Weise, ohne daß daraus ein phylogenetischer Zusammenhang gefolgert ist, sich innerhalb anderer Entwicklungsreihen beim Übergang vom Wasser- zum Landleben vollzogen hat. Die Cycadaceen stellen danach den Abschluß eines besonderen Astes dar, der von den *Filices eusporangiatæ* (homospor) über die Cycadofilices (wobei Heterosporie erworben wird) und Bennettitales zu den Cycadaceen führt. Der 2. Ast führt in gerader Linie von den *Lycopodiales ligulatae* über die Abietineae zu den Angiospermen.

Von Einzelresultaten sind besonders zwei hervorzuheben: Einmal die Einzelstellung von *Araucaria*, die negativ reagierte; es ist danach unwahrscheinlich, daß der Anschluß der Coniferen an die *Lycopodiales ligulatae* über die Araucariaceen geht, wie Seward annahm. Da der Verf. den andern Gründen Swards höheres Gewicht beilegt, so ist der völlig negative Verlauf aller Reaktionen mit *Araucaria* innerhalb der obigen Beweisführungen störend und unerklärlich.

Das 2. sehr einzig dastehende Resultat betrifft die Stellung von *Gingko*, die nur mit den Taxaceen mit Sicherheit reagiert (mit den Abietineen nur schwache Trübung!), mit *Cycas* aber keine serologische Verwandtschaft zeigt. Die von Hirase beobachtete Beweglichkeit der Spermatozoen stellt der Verf. geradezu in Frage und stellt *Gingko* aus der Aszendenz in die Deszendenz von *Taxus*, auf einen Weg, der von der Entwicklung zu den Angiospermen seitab liegt.

Gegen die Beweisführung lassen sich schwerwiegende Bedenken geltend machen. Der Verfasser betont selbst, daß die Methoden zu quantitativen Bestimmungen noch nicht ausreichen; andererseits werden so schwache Differenzen, wie die von schwacher Ausflockung nach 90 oder nach 120

Minuten (Gingko nach Taxus bezw. Cephalotaxus) oder eine Trübung nach 90 oder nach 120 oder 150 Minuten phylogenetisch verwendet. Insbesondere können die mit Selaginella gewonnenen Resultate nicht als gesichert gelten. Es handelt sich um eine Reaktion unter den günstigsten Versuchsbedingungen: stärkste Konzentration des Immunserums; Extraktion des Eiweiß mit NaOH, die wirksamer ist als mit NaCl. Und doch war die Reaktion die schwächste der in der großen Experimentreihe beobachteten noch deutlich positiven Reaktionen, nämlich schwache Ausflockung nach erst 150 Minuten, während bei geringerer Konzentration des Immunserums oder in kürzerer Zeit nur Trübung und zwar auch diese erst nach 90 Minuten eintrat. Eine solche Reaktion, ja selbst noch etwas stärkere, ebenso bloße Trübungen rechnet aber Gohlke in seiner Arbeit über die Brauchbarkeit der Serumdiagnostik für phylogenetische Fragen (S. 32 u. 78, ref. d. Zeitschr. XIII, 297), als negativ (z. B.: Brassica gegen Papaveraceen und Ranunculaceen). Sodann ist diese schwache Reaktion die einzige überhaupt positive; mit allen andern Versuchspflanzen reagierte ja Selaginella negativ; die beiden nächststehenden, Pinus und Picea, die Abies auch in der Reaktionsweise sehr gleichen, wurden auf Selaginella gar nicht geprüft, was bei der Möglichkeit des Ausfalls bei Abies doch erwünscht — ja notwendig gewesen wäre. Denn auf dieser ninen Fernreaktion von Abies nach Selaginella hin beruft aber im Grunde die ganze Beweisführung und alle daraus gezogenen Folgerungen stehen oder fallen mit ihr; sie kann daher nicht als gesichert angesehen werden und bedürfte erst erweiterter Nachprüfung. Den unzweideutigen Reaktionen innerhalb der engeren Gruppen dagegen darf wohl Beweiskraft zugesprochen werden; allzuleichte Schlußfolgerungen wie die obige sind aber geeignet die ganze Methode zu diskreditieren. E. Schiemann.

Baerthlein, K. 1918. Über bakterielle Variabilität, insbesondere sogenannte Bakterienmutationen. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde, 1. Abt., Orig. 81, S. 369—435.

Die umfangreiche Arbeit bringt ein großes Material neuer Beiträge (vergl. Ref. d. Zeitschr. X, S. 278) zur Variabilität der Bakterien. Es handelt sich um Erscheinungen, die der Verfasser früher als Mutationen bezeichnet hat, nun nach dem Vorschlag von Lehmann einfach als Varianten bezeichnet unter Angabe des Grades ihrer erblichen Konstanz. Die Beobachtungen erstreckten sich auf möglichst viel Stämme der gleichen Art und möglichst viel verschiedene Arten. Den Ausgang bildeten nach dem Plattenverfahren isolierte Kulturen, nachdem gezeigt war, daß diese die gleichen Erscheinungen aufweisen, wie nach Burri gewonnene Einzellkulturen.

Alle untersuchten Formen zeigten starke Variabilität; die Umwandlung kann die Folge plötzlich veränderter Ernährung sein, sie kann sich aber auch bereits im Tier — bzw. menschlichen Körper — bis zu völliger Konstanz der neuen Typen vollziehen. Der Unterschied ist sowohl morphologischer Natur, als das chemische, serologische und hämolytische Verhalten betreffend.

Während in früheren Versuchen der Verfasser ein Festhalten der Art-eigenschaften — d. h. ein Variieren nur innerhalb der Großart — beobachtet hatte, wurde jetzt auch ein Überschreiten der Artgrenze gefunden. Hierfür ist besonders die Abspaltung einer Typhus bis auf die Beweglichkeit völlig gleichenden Variante aus Paratyphus B zu nennen: die Umwandlung nahm den Weg über eine Zwischenform; nach langer Zeit traten auch wieder Rückschläge ein. Ebenso ist die Abspaltung eines virulenten Diphtheriestammes aus völlig avirulenten durch sehr lang andauernde Reizwirkung

auszulösen. Beide Fälle sind klinisch von großer Bedeutung und ergänzen frühere Arbeiten, nach denen gerade bezüglich der Virulenz eine große Beständigkeit zu bestehen schien (a. a. O. S. 278). Auch sind mehrfach solche klinischen Fälle beobachtet (Beispiele für Typhus — Paratyphus). Die Tatsache der Variabilität auch in serologischer Beziehung nötigt dazu, neben der serologischen Diagnose die kulturelle (biochemische) mit heranzuziehen, da eine dieser beiden allein zu Fehlschlüssen führen kann.

Was die Frage der Irreversibilität betrifft, so ist diese in starkem Maße von äußeren Bedingungen abhängig und kommt nach der Meinung des Verfassers und Beijerincks allen Bakterien zu.

Die Einzelbeobachtungen, die die Formenkreise der Coccaceen, Cholera, Typhus, Paratyphus, *B. enteritidis* Gaertner, Ruhr, Diphtherie und andere betreffen, sind im Original nachzulesen. E. Schiemann.

Klebahn. Impfversuche mit Pflropfbastarden. Flora: Stahlfestschrift 1919, S. 418. —

Zwei Pilze: *Septoria lycopersici* und *Cladosporium fulvum* werden hier in ihrer Wirkung auf die Winklerschen Pflropf-Chimären untersucht, Experimente, die deshalb von großem Interesse sind, weil die betreffenden Schmarotzer auf Tomaten Blattkrankheiten hervorrufen, während *Solanum nigrum* gegen sie immun ist.

Septoria lycopersici dringt bei Tomaten durch die Stomata ein und findet Ausbreitung in den Interzellularen von Palisaden- und Schwammparenchym. Das Mesophyll der Tomate besitzt reichlich Zellen mit Kristallsand. Auf *Solanum tuberosum*: (Epidermis *Sol. lycopersicum*, Inneres *Sol. nigrum*) übte der Pilz praktisch keine Wirkung aus, einzelne Pünktchen wurden sichtbar, aber irgendwelche Ausbreitung eingedrungener Hyphen fand nicht statt. — *Solanum proteus* mit zwei bis vielen Schichten äußerem Tomaten-gewebe wurde reichlich infiziert, die Bedingungen erschienen hier für das Wachstum ebenso günstig als auf reiner Tomate. — *Solanum Koelreuterianum* mit *nigrum*-Epidermis über dem inneren Tomatengewebe wurde durch erstere nicht geschützt, es fand starke Infektion und Schädigung statt. — Bei *Solanum Gaertnerianum* zeigte sich nur einmal geringer, sonst aber keinerlei Impferfolg. Die äußeren Schichten bestehen hier aus *nigrum*-Gewebe, das wohl meist, wenn auch nicht immer in gleichmäßig starker widerstandbietender Weise entwickelt ist. *Solanum Darwinianum* war infektionsfähig, und zwar trat der Pilz auch an Stellen auf, die nicht die für Tomate charakteristischen Kristallsand-Zellen aufwiesen. Verf. nimmt hier die Infektionsfähigkeit von „Burdnengewebe“, entstanden aus Verschmelzung artverschiedener somatischer Zellen an. — Die *nigrum*-Epidermis hindert auch hier das Eindringen des Pilzes nicht. Ein Versuch mit *Solanum lycopersicum gigas* ergab reichliche Infektion.

Mit *Cladosporium fulvum* gelang eine Infektion von *Solanum lycopersicum gigas*, aber keine der Chimären. Es bestehen hier noch zu überwindende Schwierigkeiten, weil Laub und Pilz nicht gleichzeitig in günstigem Zustande vorhanden waren. —

Allgemein genommen schützt eine Epidermis der unempfindlichen Pflanze nicht gegen Infektion; ob eine Verlangsamung des Eindringens stattfindet, ist bei der schnellen Entwicklung des Pilzes nicht festzustellen.

E. Stein.

Inhaltsverzeichnis von Bd. XXII Heft 4

Abhandlung

	Seite
Malinowski, Edmund, Die Sterilität der Bastarde im Lichte des Mendelismus	225—235
Lehmann, Ernst, Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre	236—260
Stomps, Theo. J., Über zwei Typen von Weißrandbunt bei <i>Oenothera biennis</i> L.	261—274

Referate

Axt, Mary C., Die Beugemuskeln der Hinterextremität von <i>Emys blandingi</i> . Ein Beitrag zur Phylogenie dieser Muskeln (Alverdes)	285
Baerthlein, K., 1918, Über bakterielle Variabilität, insbesondere sogenannte Bakterienmutationen (Schiemann)	303
Bateson, W. and Sutton, Ida, 1919, Double flowers and sex-linkage in <i>Begonia</i> (Schiemann)	296
Boas, J., Zur Beurteilung der Polydaktylie des Pferdes (Alverdes) .	287
Collins, E. J., Sex segregation in the Bryophyta (Schiemann) . .	296
Correns, C., 1918, Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses (Schiemann) . . .	293
Dürken, Bernhard, Einführung in die Experimentalzoologie (Klatt)	275
Herwerden, M. A. van, De Infloed van Radiumstralen op de Ontwikkeling der Eieren van <i>Daphnia pulex</i> (Stein)	286
Kajanus, B., Kreuzungsstudien an Winterweizen 1918 (Schiemann) .	292
Kalt, B. und Schulz, A., 1918, Über Rückschlagsindividuen mit Spelzeigenschaften bei Nacktweizen der Emmerreihe des Weizens (Schiemann)	291
Kirstein, K., 1918, Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaft innerhalb der Pflanzengruppe der Gymnospermae (Schiemann)	301
Klebahn, Impfversuche mit Pfropfbastarden (Stein)	304
Lebedinsky, L. G., Darwins geschlechtliche Zuchtwahl und ihre arterhaltende Bedeutung (Alverdes)	282
Naef, A., Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. (Kritische Betrachtungen über das sogenannte „biogenetische Grundgesetz“.) Alverdes) . . .	279
Naef, A., Idealistische Morphologie und Phylogenetik. (Zur Methodik der systematischen Morphologie.) (Alverdes)	279
Nilsson-Ehle, E., 1917, Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen (Schiemann)	291
Palmgren, Rolf, Till Kännedom om Abnormiteters Nedärfning hos en del Husdjur. Referat. Zur Kenntnis der Vererbung von Abnormalitäten bei einigen Haustieren (Klatt)	283

Fortsetzung auf der vierten Seite des Umschlags.

	Seite
Palmgren, Rolf, Tvenne bastarder mellan getbock och färtacka, födda i Högholmens zoologiska trädgård (Klatt)	283
Pézard, M. A., Transformation expérimentale des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés (Klatt)	284
Plate, L., Vererbungsstudien an Mäusen (Alverdes)	284
Punnett, R. C. und Bailey, P. G., Genetic studies in poultry. I. Inheritance of leg-feathering (Ellinger)	288
Rasmuson, Hans, Zur Genetic der Blütenfarben von Tropaeolum majus (Ellinger)	283
Rasmuson, Hans, Über eine Petunia-Kreuzung (Ellinger)	289
Raunkiaer, C., Om Lövspringstiden hos Afkommet af Bøge med forskellig Lövspringstid. (Über die Sprossezeit der Nachkommen der Buchen verschiedener Sprossezeit.) (Ellinger)	289
Schaxel, Julius, Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie (Alverdes)	276
Schaxel, Julius, Über die Darstellung allgemeiner Biologie (Alverdes)	276
Schellenberg, G., 1919, Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten (Schiemann)	298
Schulz, A., 1915, Über einen Fund von hallstattzeitlichen Kulturpflanzen- und Unkräuter-Resten in Mitteldeutschland (Schiemann)	295
Schulz, A., 1916, Über einen Fund von hallstattzeitlichen Roggenfrüchten in Mitteldeutschland (Schiemann)	290
Schulz, A., 1918, Abstammung und Heimat des Roggens (Schiemann)	290
Schulz, A., 1918, Abstammung und Heimat des Rispenhafers und des Fahnenhafers (<i>Avena diffusa</i> Neilr. und <i>A. orientalis</i> Schreb.) (Schiemann)	295
Sperlich, Adolf, Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor (Lehmann)	299
Sperlich, Adolf, Über den Einfluß des Quellungszeitpunktes von Treibmitteln und des Lichtes auf die Samenkeimung von <i>Alectorolophus hirsutus</i> All.; Charakterisierung der Samenruhe (Lehmann)	299
Thellung, A., 1918, Neuere Wege und Ziele der botanischen Systematik, erläutert am Beispiele unserer Getreidearten (Schiemann)	293

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

XXIII. Band

1920

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1920

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

XXIII. Band
1920

LEIPZIG
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
1920

Inhalt

I. Abhandlung

	Seite
Goldschmidt, Richard , Untersuchungen über Intersexualität. (Mit 11 Tafeln und 84 Textfiguren)	1—199

II. Kleinere Mitteilungen

Huene, Friedrich von , Neue Beobachtungen an Simosaurus und ihre Verwertung zur Stammesgeschichte der Sauropterygier	206—209
Huene, Friedrich von , Systematische und genetische Betrachtungen über die Stegocephalen	209—212
Wettstein, R. , Die Verwertung der Mendelschen Spaltungsgesetze für die Deutung von Artbastarden	200—206

III. Neue Literatur (1)—(48)

IV. Verzeichnis der Autoren, von welchen Schriften unter der Rubrik „Neue Literatur“ angeführt sind

Abel, O. 33. 43.	Arber, E. A. N. 45.
Ackert, J. E. 16.	Arens 16.
Adaro, L. de 16.	Arltdt, Th. 36. 41. 42.
Airaghi, A. 43.	Armbruster, L. 17. 24.
Allard, H. A. 8.	Arny, A. A. and Garber, R. J. 8.
Alverdes, F. 24.	Arobü, M. 30.
Amend, F. W. 24.	Atkinson, G. F. 9.
Anderson, O. 1.	
Andersson, E. 40.	Baas Becking, L. G. M. 1.
Andrews, C. W. 42.	Babcock, C. B. 1.
Andrews, E. F. 1.	Bach, S. 9.
Angelis d'Ossat, G. de 40.	Bachstez, E. 21.
Anonymus 27.	Backhouse, W. O. 9.
Anteys, E. 45.	Baker, Fr. C. 26.
Antonius, O. 24. 43.	Barbour, E. H. 39.
Appel, A. 27.	Barker, E. E. 9.
Arber, A. 23.	Bartels, A. 30.

SEP 26 1921
In come Joseph David

- Bartucz, L. 44.
 Bassler, R. S. 31.
 Bate, M. A. 42.
 Bateson, W. 1. 9.
 Bateson, W. and Sutton, J. 9.
 Bather, Fr. A. 25.
 Baur, E. 1.
 Baur, E. und Kronacher, C. 29.
 Beauverd, M. 9.
 Becker, J. 23.
 Bellamy, A. W. 17.
 Bellini, R. 31. 38.
 Berry, E. W. 45. 46.
 Bessey, E. A. 23.
 Bilek, F. 29.
 Bischoff, H. 17.
 Bisset, P. 9.
 Blaauw, A. H. 46.
 Blakeslee, A. F. 9.
 Blaringhem, L. 9.
 Blink, H. 46.
 Boden, K. 46.
 Böhm, Joh. 31. 37.
 Bolk, L. 24.
 Bolton, Herb. 31. 39.
 Bonnevie, K. 21.
 Boresch, K. 9.
 Born, A. 39.
 Borner, C. 24.
 Böse, E. 36. 37. 38.
 Bouvier, E. L. et d'Emmerez de Charmoy 17.
 Boveri, Th. 17.
 Brahms, H. 40.
 Branson, E. B. 31. 40.
 Brehm, V. 17.
 Brick, C. 1.
 Bridges, C. 17.
 Bridges, C. B. 2. 17. 27.
 Bridges, C. B. and Mohr, O. L. 17.
 Brockmann-Jerosch, H. 46.
 Broek, A. J. P. v. d. 22.
 Brotherton, J. W. and Bartlett, H. 2. 9.
 Brown, B. S. 27.
 Brugsch, T. und Dresel, K. 22.
 Bubnoff, S. von 30.
 Buchholz, J. T. 9.
 Buckman, S. S. 31. 38.
 Burgeff, H. 26.
 Burlingame, L. L. 46.
 Bygden, A. 9.
 Canu, F. 34.
 Carlgren, O. 24.
 Caron-Eldingen, v. 2.
 Castle, W. E. 2. 17.
 Castle, W. E. and Wright, S. 17.
 Cereceda, D. 31.
 Chaney, R. W. 46.
 Chapelle, E. H. la 22.
 Chapman, F. und Etheridge, R. Jr. 31.
 Checchia-Rispoli, G. 35.
 Christie, M. 28.
 Clarke, F. W. und Wheeler, W. C. 30.
 Clarke, J. M. 39.
 Classen, K. 22.
 Cobb, F. and Bartlett, H. H. 9.
 Cockerell, T. D. A. 10.
 Cohen Stuart, C. P. 28.
 Cole, L. J. and Kelley, F. J. 17.
 Cole, L. J. and Kirkpatrick, W. F. 17.
 Collins, E. J., Camb, P. A. and Lond, B. Sc. 10.
 Collins, G. N. 10.
 Cook, O. F. 2.
 Cooke, C. W. und Cushman, J. A. 34.
 Correns, C. 10.
 Cossmann, M. 30. 31. 36. 37.
 Cossmann, M. und Peyrot 37.
 Coulter, I. M. and M. C. 2.
 Coutinho, A. P. 10.
 Cushman, J. A. 34.
 Cunningham, B. 10.
 Crick, G. C. 38.
 Dahlgren, K. V. O. 10.
 Dall, W. H. 36.
 Dalloni 31.
 Danforth, C. 18.
 Daniel, L. 10.
 Danysz, M. J. 10.
 Davenport, C. B. 18. 22.
 Davenport, C. B. and Scudder, M. 22.
 Davis, B. M. 10.

- Davis, D. 24.
 Davis, E. T. 34.
 Dawson, Chs. and Woodward, A. S. 43.
 Dehorne, J. 34.
 Delage, Y. 2.
 Del Campana, D. 41.
 Dembowski, J. 2.
 Deperet, Ch. 43.
 Deperet, Ch. und Gentil, L. 31.
 Detlefsen, J. A. 18.
 Detlefsen, J. A. and Roberts, E. 18.
 Devrient, E. 2.
 Diener, C. 38.
 Dietrich, W. O. 35. 43.
 Dollfus, G. F. 31.
 Don, A. W. R. und Hickling, G. 39.
 Donald, F. 10.
 Douvillé, H. 34.
 Douvillé, R. 38.
 Driesch, H. 2. 24.
 Duerden, J. 29.
 Duncker, G. 2.
 Dürken, B. 2.

 East, E. M. 2. 10.
 East, E. M. and Park, J. B. 10.
 Ekman, S. 2.
 Elliot, G. F. Scott 44.
 Ellis, D. 31. 46.
 Elsner, F. W. 44.
 Emerson, R. A. 10.
 Engelbrecht, T. H. 23.
 Erhard, C. 2.
 Euler, K. 10.
 Everest, A. E. 2.
 Ewart, J. C. 2.

 Fallot, P. 31.
 Falz-Fein, F. v. 24.
 Faura y Sans 31. 36.
 Feige, E. 2.
 Fejérváry, G. J. 42.
 Fernald, M. L. 10.
 Fischer, E. 2. 3. 30.
 Fischer, H. 23.
 Fischli, H. 34.
 Fischli, H. und Weber, J. 31.

 Franqué, O. v. 18.
 Franz, V. 24.
 Frateur, J. L. 18.
 Freeman, G. F. 10.
 Freundlich, H. 3.
 Fritsch, G. 18. 26. 43. 44.
 Fritzsche, H. 31.
 Frölich, G. 3. 29.
 Fruwirth, C. 3. 10. 28.
 Fuchs, A. 31.

 Gabb, W. 32.
 Gaede 29.
 Gans, H. 24.
 García de Cid, F. 32.
 Garwood, Edm. J. 46.
 Gassner, G. 11.
 Gauger, M. 3.
 Gerber, Ed. 32.
 Gerth, H. 25.
 Giffen, A. E. van 43.
 Gilmore, Ch. W. 41. 43.
 Girty, G. H. 34.
 Godin, P. 22.
 Goetz, E. 11.
 Goldfarb, A. J. 18.
 Goldschmidt, R. 3. 18.
 Goodale, H. und Macmullen, G. 18.
 Goodspeed, J. H. und Clauson, R. E. 3. 19.
 Gothan, W. und Zimmermann, E. 32. 46.
 Gottschick, F. und Wenz, W. 32.
 Gould, H. 25.
 Gowen, J. W. 18.
 Graevenitz, L. v. 11.
 Gregory, J. W. und French, J. B. 35.
 Grönwall, Karl A. 36.
 Grunau, H. 29.
 Gschwandner, H. und Rebel, H. 18.

 Haberlandt, A. und Lebzeller, V. 26.
 Haeckel 3.
 Haecker, V. 18.
 Hagem, O. 3. 11.
 Halsted, B. D. 11.
 Hance, R. T. 26.
 Hanne, R. 29.
 Hansen, H., † 25.

- Harper, R. A. 11.
 Harrassowitz, H. L. F. 41.
 Harris, J. A. 3. 11.
 Harris, J. A. and Blakeslee, A. F. 18.
 Harris, J. A., Blakeslee, A. F. and Warner, D. E. 18.
 Harrison, H. 18.
 Hauser, O. 30.
 Hayes, H. K. 11.
 Hector, G. 11.
 Hedström, H. 36.
 Hegner, R. W. 18.
 Heilborn, A. 3. 44.
 Heilmann, G. 42.
 Heinrich, M. 35.
 Heinricher, E. 11.
 Heinzerling, 18.
 Helweg, L. 23.
 Hennen, R. V. und Reger, D. B. 32.
 Hennig, Edw. 40. 43.
 Henning, A. E. 11.
 Herbst 18.
 Heribert-Nilsson, N. 28.
 Hernández Pacheco 41.
 Heron-Allen, Edw. und Barnard, J. E. 34.
 Herrmann, G. 22.
 Hertwig, O. 3.
 Hertwig, P. 19. 27.
 Herwerden, M. A. van 19.
 Hessing, J. 11.
 Hill, A. W. 12.
 Hilzheimer, M. 25.
 Hindle, E. 19.
 Hinds, H. und Greene, F. C. 32.
 Hodgson, R. W. 12.
 Hodgkinson, E. E. 19.
 Hoffmann, H. 22.
 Hofsten, N. v. 3.
 Holden, R. 46.
 Holle, H. G. 3.
 Honing, J. A. 28.
 Horst, M. 44.
 Houwink, R. Hzn. 3.
 Hoyer mann, Th. 38.
 Huene, F. v. 3. 25.
 Hultkrantz, J. V. 4.
 Hussakof, L. 41.
 Hyde, R. R. 19.
 Hyde, R. R. and Powell, H. M. 19.
 Ibsen, H. L. 19.
 Ikeno, S. 12.
 Illing, V. Chs. 32. 39.
 Jackson, R. T. 35.
 Jacobsohn, J. 46.
 Jaekel, O. 41.
 Janssens, F. A. 3.
 Jeffrey, E. C. 4.
 Jeffrey, E. C. und Scott, D. H. 46.
 Jennings, H. S. 4. 19.
 Jensen, Ad. S. 32.
 Jensen, P. 4.
 Johannsen, W. 4.
 Jones, D. F. 4. 12.
 Jones, D. F. und Gallastegnie, C. A. 12.
 Jongmanns, W. J. 46.
 Jordan, H. 25.
 Jordan, H. E. 27.
 Jürgensen, E. 12.
 Joseph, H. 19.
 Jürgens, L. 22.
 Kajanus, B. 12.
 Kalt, B. und Seelhorst, v. 28.
 Kammerer, P. 4. 19.
 Kearney, T. H. und Wells, W. G. 12.
 Keith, A. 26.
 Keller, C. 23.
 Kempton, J. H. 12. 23.
 Kendall, W. C. 4.
 Kiessling, L. 28.
 Kihara, K. 26.
 Kilian, A. 32.
 Killer, J. 28.
 Killermann, S. 23. 44.
 Kindle, E. M. 32.
 King, H. 19.
 Kirchner, O. v. 12.
 Kirk, E. 35.
 Kirkham, W. 19.
 Kirste, E. 35.
 Klatt, B. 19.

- Kuiep, H. 4. 12.
 Kober, 23.
 Koch, L. 28.
 Koch, M. E. and Riddle, O. 25.
 Kohlbrugge, J. H. F. 4.
 Kolpin Ravn, F. 4.
 Kooiman, H. N. 25.
 Kormos, Th. 43.
 Kranichfeld, H. 4.
 Krause, F. 28.
 Kräusel, R. 46.
 Kronacher, C. 29.
 Küster, E. 12. 13.

 Lambe, L. M. 41.
 Lamber, J. 35.
 Lambrecht, K. 42.
 Langé jr., D. de 4.
 Lanquine, A. 35.
 Lapparent, J. de 34.
 Latter, O. H. 19.
 Laughlin, H. H. 4.
 La Vault, R. R. de 19.
 Lée, A. 4. 19.
 Lee, W. T. und Knowlton, F. H. 47.
 Lehmann, E. 13.
 Leuchs, K. 32. 37. 38.
 Leuthardt, F. 43. 47.
 Lindhard, E. und Iversen, K. 13.
 Lindstrom, E. W. 13.
 Lingelsheim, A. 23.
 Lisson, C. J. 32.
 Little, C. C. 19.
 Lloyd, F. E. 13.
 Lohr, P. J. 23.
 Longstaff-Donald, J. 37.
 Lotsy, J. P. 13.
 Love, A. G. and Davenport, C. B. 22.
 Love, H. H. and Craig, W. T. 13.
 Love, H. H. and McRostie, G. P. 13.
 Lozano, Eur. D. 47.
 Lull, R. S. 32.
 Lundegårdh, H. 13.
 Luschan, F. v. 4.
 Lüthy, J. 32.

 Mac Dougal, D. T. and Spoeher, H. A. 23.
 Macfarlane, J. M. 4.

 MacRostie, G. O. 13.
 Magnair, P. 32.
 Malinowski, E. 13.
 Mandekie, V. 23.
 Marbe, K. 4.
 Marshall, P. 32. 36.
 Martin, K. 32. 36. 37. 38.
 Marty, P. 42.
 Matson, G. C. und Berry, F. W. 47.
 Mathews, A. P. 4.
 Matschie, P. 25.
 Matthew, W. D. und Granger, W. 41. 42.
 Maury, C. J. 33.
 May, W. 4.
 Mehl, M. G. 41.
 Moirowski, E. 22.
 Melin, D. 5.
 Mendiola, N. B. 13.
 Merriam, J. C. 43.
 Metcalf, M. M. 5.
 Metz, C. W. 19.
 Metz, C. W. and Bridges, C. B. 20.
 Meunier, Fern. 39.
 Meunier, St. 30.
 Meunissier, A. 13.
 Meyer, C. J. und Zimmermann, W. 13.
 Middleton, A. R. 20.
 Miller, G. S. 44.
 Mohr, L. L. 20. 22. 27.
 Mohr, O. L. and Wriedt, Chr. 22.
 Mook, Chs. C. 41.
 Moore, C. 20. 25.
 Morgan, J. de 33. 36. 38.
 Morgan, T. H. 5. 27.
 Morgan, T. H. and Bridges, C. B. 5.
 Morgan, T. H., Bridges, C. B. and
 Sturtevant, A. H. 5. 20. 27.
 Möteflndt, Hugo 44.
 Muckermann, H. 30.
 Murbeck 23.
 Müller, G. S. 44.
 Müller, H. J. 20.
 Müller, K. 28.

 Nachtsheim, H. 5. 20. 27.
 Naef, A. 5.
 Nathorst, A. G. 47.

- Neethling, J. H. 13.
 Ness, H. 13.
 Neumayer, L. 41.
 Newton, R. R. 33. 37.
 Nicholas, Tr. Chs. 39.
 Nicolas, G. 14.
 Nilsson-Ehle, H. 5.
 Nothnagel, M. 26.
 Nowak, Jan. 38.
 Obermaier, H. 44.
 Oberstein, O. 14.
 Onslow, H. 20.
 Oppenheim, P. 35.
 Oppenoort, W. F. F. 34.
 Orban, G. 14.
 Osborn, H. F. 43. 45.
 Osborn, H. T. 40.
 Osterhout, W. J. V. 5.
 Oswald, F. 33.
 Oßwald, K. 33.
 Oudemans, A. C. 42.
 Pandler, Fr. 45.
 Paris, E. T. und Richardson, L. 37.
 Parsons, L. M. 35.
 Paton, D. N. 5.
 Paulsen, J. 22.
 Peach, B. N. und Horne, J. 44.
 Pearl, R. 5. 20.
 Pearson, K. 5.
 Pearson, K. and Tocher, J. F. 6.
 Peter, K. 6.
 Petroniewics, B. und Woodward, A. S. 42.
 Pleijel, C. 14.
 Plough, H. H. 6.
 Poll, H. 6.
 Potonié, H. 47.
 Pringsheim, H. 6.
 Punnett, R. C. 14.
 Rasmuson, H. 14.
 Raunkiaer, C. 14.
 Ravn, J. P. J. 33. 35. 36. 37. 38.
 Rayner, M. C. 14.
 Reed, H. S. 14.
 Reichert, E. T. 6. 23.
 Reid, Cl. 47.
 Reimers, J. H. W. Th. 25. 29.
 Reinke, J. 6.
 Remlinger, P. 14.
 Renner, O. 14.
 Repelin, J. 44.
 Revilliod, P. 44.
 Richardson, C. W. 14.
 Richet, Ch. et Cardot, H. 14.
 Richter, R. 36.
 Richter, Rud. und E. 39.
 Riddle, O. 20. 25.
 Ritzman, E. G. und Davenport, C. B. 21.
 Robbins, R. B. 6.
 Roberts, H. F. 6.
 Rollier, L. 33.
 Rosenberg, O. 26.
 Rosendahl, C. O. 14.
 Ruedemann, R. 40.
 Rutgers, A. A. L. 28.
 Růžicka, V. 25.
 Safir, S. R. 21.
 Salfeld, H. 39.
 Salisbury, E. J. 14. 24.
 Sakamura, T. 24. 26.
 Salmon, E. 28.
 Sax, K. 26.
 Schacke, M. A. 26.
 Schade, H. J. M. 14.
 Schaffner, J. H. 14.
 Schallmeyer, W. 6.
 Schaxel, J. 6.
 Schellenberg, G. 24.
 Schierbeck, A. 47.
 Schiefferdecker, P. 26. 45.
 Schlagintweit, O. 47.
 Schlesinger, G. 44.
 Schlosser, M. 41.
 Schmehl, R. 29.
 Schmid, G. 21.
 Schmidt, J. 6. 21. 29.
 Schott 22.
 Schréter, Z. 44.
 Schröder, R. 33.
 Schubart, P. 28.
 Schuchardt, C. 45.
 Schultze, M. 45.

- Schulze, P. 25.
 Schüepp, O. 24.
 Schürer, Waldheim H. v. 45.
 Schürhoff, P. N. 20. 24.
 Schwerin, F., Grf. v. 14. 24.
 Schwoerer, M. 22.
 v. Seidlitz, W. 40.
 Sellards, E. H., Chamberlin, R. T.,
 Vaughan, Th. W., Hrdlička, A., Hay,
 O. P. und MacCurdy, G. G. 45.
 Semou, R., † 6.
 Seurat, L. G. 21.
 Seward, A. 47.
 Shamel, A. D. G. 14. 15.
 Shamel, A. D. and Pomeroy, C. S. 15.
 Shufeldt, R. W. 42. 43.
 Shuler, E. W. 40.
 Shull, A. F. 21.
 Shull, G. H. 15.
 Siemens, H. W. 6. 26.
 Sifton, H. B. 47.
 Simpson, J. J. 15.
 Sinclair, W. J. und Granger, W. 33.
 Sinnott, Edm. W. 6. 47.
 Sirks, M. J. 7. 28.
 Sirks, J. M. en Bijhouwer, J. 15.
 Smith, G. E. 45.
 Smith, K. 7.
 Smith, St. 35.
 Smith, W. S. 40. 47.
 Soergel, W. 44.
 Soper, H. E. 7.
 Soper, H. E., Young, A. W., Carl, B. M.,
 Lee, A. and Pearson, K. 7.
 Sô, M. and Imai, Y. 15.
 Sô, M., Imai, Y. and Terasawa, Y. 15.
 Spath, L. F. 39.
 Sperlich, A. 15.
 Stainier, Xa. 40.
 Stanjek, P. 29.
 Stauffer, Cl. R. 33.
 Stefanini, G. 36.
 Stehn, E. 33.
 Steiner, Conrad 23.
 Stensio, E. A. von 41.
 Stieve, H. 21. 25.
 Stoll, N. R. and Shull, A. F. 21.
 Stolley, E. 39.
 Stomps, T. J. 7.
 Stopes, M. C. 47. 48.
 Stout, A. B. 15.
 Studer, Th. 43.
 Studer, Th. und Gerber, E. 44.
 Study, E. 7.
 Sturtevant, A. H. 7. 21. 27.
 Sturtevant, A. H., Bridges, C. B. and
 Morgan, T. H. 7. 27.
 Sumner, F. B. 21.
 Suter, H. 37.
 Suter, N. 37.
 Sutton, J. 15.
 Swinnerton, H. H. und Trueman, A. E.
 39.
 Tammes, T. 7. 30.
 Taubenhaus, H. 39.
 Tesch, P. 40.
 Thellung, A. 7.
 Thompson, W. P. 15.
 Thomson, J. A. 7.
 Tischler, G. 7.
 Tjebbes, K. en Kooiman, H. N. 15.
 Tower, W. L. 21. 25.
 Trabut, L. 15.
 Transeau, E. N. 15.
 Trechmann, Chs. T. 33.
 Tschermack, E. v. 15. 16. 22.
 van Tuyt, Fr. M. 48.
 Ubisch, L. v. 7.
 Ulmanský, S. 29.
 Vadasz, M. E. 36.
 Vaughan, Arth. 33. 35. 36.
 Verhandl. 7.
 Verworn, M., Bonnet, R. und Stein-
 mann, G. 45.
 Vestergaard, H. A. B. 16.
 Vidal, D. Ll. M. 37. 40. 41. 48.
 Vierhanner, F. 24.
 Virchow, H. 45.
 Vodges, A. W. 40.
 Vries, H. de 7. 8. 16.
 Vryberg, B. 29.

- Walther, Joh. 30.
Warren, E. 16.
Warren, H. C. 8.
Weatherwax, P. 8. 26.
Weber, F. P. 23.
Weber, H. A. 33. 48.
Weldon, W. F. R.'s 21.
Weller, S. 34. 36.
Wentworth, E. N. and Remick, B. L. 8.
Wepfer, E. 41.
Werth, E. 8. 45.
Westenhöfer 30.
Wetmore, Al. 43.
Wettstein, F. v. 8.
Whitaker, L. 8.
White, O. E. 8. 16.
Whiting, E. 21.
Whitney, D. 21.
Wieland, O. R. 24. 48.
Wilckens, O. 30.
Wilde, P. A. de 23.
Wille, N. 16.
Willis, J. C. 8.
Williston, S. W. 42.
Williston, W. 40.
Willruth, K. 42.
Wilson, H. E. 36.
Winge, Ö. 16. 26.
Wirén, E. 35.
Wisselingh, C. van 16.
Withers, Th. H. 40.
Witte, H. 16.
Wolk, P. C. v. d. 16.
Woods, H. 34.
Woodward, A. S. 40. 41. 44. 45.
Wriedt, Ch. 29.
Yasui, K. 48.
Young, A. W. and Pearson, K. 8.
Zander, E. 29.
Zeiller, R. 48.
Zelizko, J. V. 36.
Zimmermann, W. 16.
Zorn, W. 21.

Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem

Untersuchungen
über
I n t e r s e x u a l i t ä t

von

Richard Goldschmidt

unter Mitwirkung von

Dr. J. Seiler, Dr. H. Poppelbaum, Dr. J. Machida

Eingegangen 6. Oktober 1919

Mit 11 Tafeln und 84 Textfiguren

Vorwort.

Im folgenden veröffentlichen wir ausführlich die Resultate zehnjähriger experimenteller Studien am Schwammspinner *Lymantria dispar* L. zur Lösung des Geschlechtsproblems. Wir glauben, daß in der Hauptsache die Arbeit abgeschlossen ist, wenn sie auch noch zahlreicher Ergänzungen in Einzelheiten bedarf, die wir später zu liefern hoffen. Die Lücken, die noch vorhanden sind, sind größtenteils durch die Schwierigkeiten verursacht, die die Zeitereignisse mit sich brachten, und werden teilweise auch erst ausgefüllt werden können, wenn manches in der Welt anders geworden ist.

Im Laufe der vielen Jahre und in drei Erdteilen ist dem Verfasser bei seinen Untersuchungen soviel Hilfe zuteil geworden, daß kaum Allen gedankt werden kann. Meine wichtigsten Dankeschulden möchte ich aber hier abtragen, obwohl die Liste ungewöhnlich lang ist. Die Untersuchungen wurden im Münchener Zoologischen Institut begonnen und ermöglicht durch die wiederholte Munifizenz der Bayrischen Akademie der Wissenschaften und der Direktion des Zoologischen Instituts, Geh. Rat Rich. Hertwig. Bei der Pflege der Zuchten erwarb sich meinen Dank Dr. P. Lindner und Frau Dr. R. Ehrlich. Die für die erfolgreiche Beendigung der Arbeit notwendige Reise nach Japan wurde mir durch die Verleihung des Kahn-Stipendiums ermöglicht, für die ich vor allem Exzellenz v. Harnack und Exzellenz F. Schmidt zum größten Dank verpflichtet bin. Für die vortreffliche Vorbereitung meines Materials bewahre ich dem leider zu früh verstorbenen Kollegen Toyama ein dankbares Andenken; den Professoren Sassaki und Ishikawa danke ich für die freigiebige Aufnahme in ihrem Institut in Tokyo und Prof. Ishikawa im besonderen für alles, was er während meiner Anwesenheit für mich tat. In Herrn Sugayama hatte ich einen gewissenhaften und hilfsbereiten Assistenten. Die Zuchten des Jahres 1915 wurden im Bussey-Institut der Harvard-Universität, Forest Hills, Mass. ausgeführt, in dem mir die Professoren W. M. Wheeler, E. East, W. E. Castle Gast-

freundschaft gewährten. Dr. R. W. Glaser und Mr. Burgess vom Dept. of Agriculture gebührt mein besonderer Dank für viele Hilfe, auch meinen Helfern Dr. Fish und Mrs. Baumberger.

Die Zuchten der Sommer 1916 und 1917 wurden im Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass. ausgeführt, dessen Direktion, vor allem Prof. F. R. Lillie mir jede Hilfe angedeihen ließ und mich zu großem Dank verpflichtete. Herr Thomas assistierte mir bei den Zuchten. Während der Wintersemester 1914—1918 genoß ich die vortreffliche Gastfreundschaft des Osborn Zoological Laboratory der Yale University, New Haven, Conn., dessen Direktor, Prof. R. G. Harrison ich niemals werde genug danken können für alles, was er für mich in ruhiger wie in kritischer Zeit tat. Leider wurde dann meine Arbeit vor der Zuchtsaison 1918 durch die Folgen der kriegerischen Ereignisse unterbrochen und das einzigartige Zuchtmaterial ging auch zugrunde, da die hysterische und schikanöse Handhabung der Briefzensur im Internierungslager eine Verfügung unmöglich machte. Während der Jahre meiner Abwesenheit von der Heimat führte mein vortrefflicher Mitarbeiter, Dr. Seiler alle in Berlin befindlichen Zuchten in gewissenhaftester Weise unter nicht immer leichten Verhältnissen weiter und trug so nicht wenig dazu bei, daß die Arbeit erfolgreich durchgeführt werden konnte; ihm gebührt mein besonderer Dank.

Inhalt.

	Seite
Vorwort	XIII
Vorbemerkung	1
1. Die in den Versuchen verwandten Rassen	2
2. Die normalen Geschlechter	4
3. Charakterisierung der Intersexualitätsklassen	5
I. Weibliche Intersexualität	6
A. Gifutypus	6
B. Haupttypus	7
II. Männliche Intersexualität	8
4. Vorbemerkungen über das Zahlenverhältnis der Geschlechter	9
5. Versuche über weibliche Intersexualität	12
I. Schwache und starke Rassen und die F_1 -Intersexualität	12
A. Verhalten reiner Rassen	12
B. Kreuzungen zwischen schwachen Rassen	13
C. Kreuzungen zwischen starken Rassen	15
D. Kreuzungen von Weibchen starker mit Männchen schwacher Rassen	15
E. Kreuzungen von Weibchen schwacher mit Männchen starker Rassen	16
a) beginnende Intersexualität	17
b) schwache Intersexualität	18
c) mittlere Intersexualität	19
d) starke Intersexualität	19
e) höchstgradige Intersexualität	20
f) Geschlechtsumkehr	21
G. Die gefundenen Gesetzmäßigkeiten	23
II. Genetische Analyse von „Schwäche“ und „Stärke“ in weiteren Generationen	32
A. Verhalten nach Kreuzungen schwacher und starker Rassen inter se	33
B, C. F_2 — F_n aus Kreuzung starker Weibchen mit schwachen Männchen	34
D, E. Rückkreuzungen in der starken Linie	36
F. F_2 der intersexuellen F_1	37
G, H. Rückkreuzungen mit intersexuellen Weibchen	38
J, K. Rückkreuzungen mit Brüdern der intersexuellen ♀	38
L. Rückkreuzung auf Weibchen der schwachen Rassen	41
M. Schlußfolgerung und Zusammenfassung	41

	Seite
III. Weitere Proben auf die abgeleiteten Sätze	45
A, B, C. Weitere Kreuzungen	45
D. Die Tripel- und Quadrupelkreuzungen	49
IV. Die vermeintliche Inzuchtsintersexualität	53
V. Die Rasse Gifu	58
VI. Diskussion	61
VII. Die Extraweibchen und das Problem Plasma oder Y-Chromosom?	67
6. Versuche über männliche Intersexualität	74
I. Erste Serie	74
A. Kreuzung Fuk \times Hok	78
B. Die reziproke Kreuzung	78
C. Kreuzung der Fukuokarasse mit deutschen dispar	79
D—F. F_2 und Rückkreuzungen aus A	79
G. Tripel- und Quadrupelkreuzungen	80
II. Zweite Serie	83
A. Kreuzung (stark \times schwach) ²	83
B. F_3 — F_n hieraus	84
C—E. Rückkreuzungen	85
F. Hokkaidokombinationen	85
G. Schlußfolgerungen	87
III. Dritte Serie	88
IV. Genetische Analyse	90
V. Der Beweis der Quantitätsrelationen aus den Mehrfachkreuzungen . . .	105
VI. Die Extramännchen	109
7. Entwicklungsphysiologische Analyse der Intersexualität	110
I. Die Antennen	112
A. Weibliche Intersexualität	112
B. Männliche Intersexualität	116
II. Die Flügelform	117
III. Das Abdomen	118
A. Weibliche Intersexualität	118
B. Männliche Intersexualität	120
IV. Die Geschlechtsorgane	120
A. Die Gonaden	121
a) Die Entwicklung der normalen Geschlechtsdrüse	121
b) Die Gonaden intersexueller Weibchen	123
c) Die Gonaden intersexueller Männchen	128
B. Die Kopulationsorgane	131
a) Die Kopulationsorgane der normalen Geschlechter	131
α) Das weibliche Organ	132
β) Das männliche Organ	133
γ) Entwicklungsgeschichte	135

	Seite
b) Der Kopulationsapparat intersexueller Weibchen	137
c) Der Kopulationsapparat intersexueller Männchen	153
d) Abnormitäten	159
C. Die Geschlechtsausführwege	161
V. Die Instinkte	165
A. Allgemeines Verhalten	165
B. Die Sexualinstinkte	167
VI. Die Puppenhülle	168
VII. Die Flügel- und Körperfarbe	170
VIII. Zusammenfassendes	179
8. Vergleich der genetischen und entwicklungsphysiologischen Tatsachen . . .	179
9. Die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere	187
10. Cytologisches	190
11. Intersexualität und somatische Mutation	193
12. Die biologische Bedeutung der Valenzvariation	194
13. Schlußbemerkung	195
Literatur	196
Tafelerklärung	197

Vorbemerkung.

Die Länge der Zeit, über die sich die folgenden Untersuchungen erstrecken, bringt es mit sich, daß sich unsere Ansichten, wenn auch nicht im Prinzip, so doch in vielen Einzelheiten, verschoben haben. Wir müssen deshalb bitten, solche Auffassungen in früheren Veröffentlichungen über den gleichen Gegenstand, die mit den hier niedergelegten in Widerspruch stehen, als veraltet zu betrachten. Aber auch in bezug auf die Tatsachen sind Korrekturen nötig, besonders in bezug auf gewisse Punkte meiner Veröffentlichung von 1912. Damals glaubte ich, daß die Form *japonica* eine einheitliche Rasse sei und behandelte die Resultate dementsprechend. Die verschiedenen Typen der Intersexualität wurden daher zusammengeworfen und auf ihren Grad in der Einzelzucht kein Wert gelegt. Noch wesentlicher aber ist ein anderer Fehler. Ich glaubte, daß die weibliche Intersexualitätsreihe beginne mit Individuen, die bis auf eine leichte Verdunkelung der Flügel ganz normal aussehen. Solche wurden nun in den F_2 -Zuchten der normalen reziproken Kreuzung und in gewissen Rückkreuzungen gefunden und als intersexuell registriert. Dadurch kam ein für die Interpretation wichtiges Resultat zu stande, nämlich Identität der reziproken F_2 -Kreuzungen. Dies beruht nun auf einem Irrtum; denn es wurde inzwischen über jeden Zweifel klar, daß diese Individuen gar nicht intersexuell waren, sondern daß es sich um eine Flügelfärbung handelte, die als rein somatisches Segregationsresultat bei gewissen Japanerkreuzungen vorkommt. Von dem Material von 1910 und 1911, das jener Veröffentlichung zugrunde liegt, wurde nur ein Teil der interessantesten F_1 -Tiere aufbewahrt und daher ist eine nachträgliche Einzelkorrektur nicht möglich. Wir lassen daher im folgenden jene Zuchten, bis auf die eine F_1 , als zweifelhaft außer Betracht. Sie sind seitdem ja mehrfach wiederholt worden, stets mit dem gleichen, korrigierten Resultat. Seit 1912 wurde nahezu das gesamte gezüchtete Material (außer den reinen Rassen) aufbewahrt. Die Sammlung enthält jetzt ca. 50000 Stück, schließt aber das von Herrn

Machida gezüchtete Material nicht ein. Im ganzen, also einschließlich der Reinzuchten, beruht die folgende Untersuchung auf der Zucht von ungefähr 75000 Individuen. Das gesamte Material befindet sich (oder wird sich bald befinden) im Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie und wird gern demonstriert.

1. Die zu den Versuchen verwandten Rassen.

Die geographischen Rassen des Schwammspinners *Lymantria dispar* L., die zu den Versuchen benutzt wurden, stammen aus Europa, Japan und Amerika. Wir kümmern uns hier nicht darum, ob sie verschiedene Varietäten usw. im Sinne des Systematikers darstellen, sondern bezeichnen jede Form von verschiedenem Herkunftsort als eine Rasse. Die Rasse Berlin bedeutet also, daß mein Material in Berlin gefunden wurde und nichts mehr. Tatsächlich sind fast alle von mir benutzten Rassen auch somatisch unterscheidbar, so daß die Zahl differenter Rassen dieses Nachtfalters geradezu unendlich groß sein muß. Ihre Verteilung und das erbliche Verhalten der Differenzcharaktere bei Kreuzung ist ein besonderes Problem, über das ich umfangreiche Studien angestellt habe, die aber noch nicht abgeschlossen sind. Die Einzelbeschreibung, die zahlreiche Abbildungen erfordert, kann erst dann gegeben werden.

Eine Bemerkung ist hier am Platz. In den letzten Jahren haben sich die deutschen Amateurzüchter mit einer wahren Leidenschaft auf das Züchten der dispar-japonica-Kreuzungen gestürzt. Die Folge davon ist, daß in Gegenden, wo viele Liebhaber leben, die Rassen aus der freien Natur nicht einwandfrei sind. Bei Benutzung von Freilandmaterial für Versuche wie die hier besprochenen empfiehlt es sich daher, es weitab von Zentren der Amateurentomologie zu sammeln, jedenfalls durch genaues Studium der Raupencharaktere (des sichersten Kennzeichens) die Reinheit des Materials sicherzustellen. Erst kürzlich flog uns hier in Berlin ein intersexuelles Männchen zu, das zweifellos einer japonica-Kreuzung entstammte. Also Vorsicht!

I. Europäische Rassen.

A. Deutsche.

1. *Rasse Schneidemühl* aus Schneidemühl, Posen.

Der Falter ist nicht wesentlich von anderen deutschen Formen verschieden. Dagegen sind die Raupen charakteristisch.

2. *Rasse Berlin*. Nördliche Umgebung Berlins. Raupen charakteristisch und verschieden von 1.
3. *Rasse Stuttgart*. Ähnlich Nr. 2.
4. *Rasse Rheinland*.
Raupen charakteristisch von den vorhergehenden verschieden, ähnlich Berlin.
5. *Rasse Schlesien*. Wurde nur in einem Jahrgang benutzt und Rassencharaktere nicht notiert.

B. Südeuropäer.

1. *Rasse Fiume* aus Südungarn.
Raupen von allen anderen studierten Formen verschieden.

II. Japanische Rassen. (s. nachstehende Karte.)

1. *Rasse Hokkaido* von der nördlichsten Insel Japans. Sie ist als besondere Spezies beschrieben worden. Es ist die kleinste mir bekannte Rasse und Falter wie Raupen sind von jeder anderen mir bekannten Rasse verschieden.
2. *Rasse Aomori* vom Nordzipfel der Hauptinsel. Raupen wie Falter charakteristisch und distinkt, besonders die Flügelfarbe der Männchen.
3. *Rasse Ogi* bei Tokyo. Ebenfalls Raupen und Falter charakteristisch. *Die Rassen Tokyo und Saitama* sind wohl identisch mit Ogi.
4. *Rasse Gifu* in Mitteljapan. Falter durch Flügelfärbung charakterisiert, auch Raupen von anderen Rassen unterscheidbar.
5. *Rassen Kyoto* von Mitteljapan und
- 6, 7. *Kumamoto* und *Fukuoka* von der südlichen Insel Kyushu. Falter und Raupen besonders verschieden von anderen Rassen, aber untereinander kaum unterscheidbar. Dagegen verschieden im Kreuzungsverhalten.
- 8—10. *Rassen Japonica Br, X, Y*. Von Züchtern importierte Rassen unbekannter Herkunft. Typisch verschieden im Kreuzungsergebnis.

III. Amerikaner.

Rasse Massachusetts. Ich habe an den verschiedenen Punkten des Verbreitungsgebiets im Staat Massachusetts keine nennenswerten Differenzen gefunden. Da all die Millionen amerikanischen Schwammspinner,

die die Wälder verheeren, von den wenigen Individuen abstammen, die Herrn Trouvelot in den 70er Jahren entkamen, ist es nicht sehr erstaunlich. Falter und Raupen sind sehr ähnlich der deutschen Rasse Rheinland, aber verhalten sich anders in den Kreuzungen.

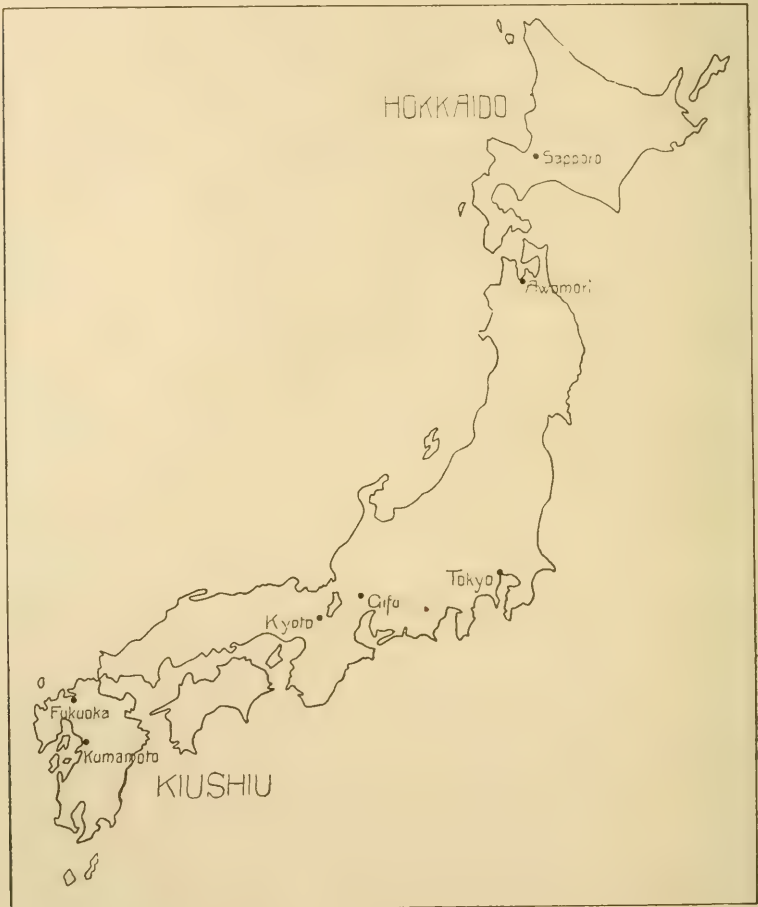


Fig. 1.

2. Die normalen Geschlechter.

Die Hauptunterschiede der Geschlechter, die für die von Einzelheiten absehbenden Betrachtungen des experimentellen Teils zu beachten sind, sind folgende:

1. *Flügelform.* Die weiblichen Vorderflügel sind viel länger als breit, skalpellförmig. Die männlichen Vorderflügel sind relativ breit und dreieckig. Die zusammengefalteten weiblichen Flügel formen daher ein längliches Dach, die männlichen eine dreieckige Fläche. Die Weibchen sind viel größer als die Männchen. (s. Textfig. 77.)
2. *Flügelfarbe.* Weibliche Flügel weiß mit dunklen Zickzackbinden. Bei manchen Rassen ist die Grundfarbe mehr grau („angeraucht“), bei anderen gelblich oder rosa. Männliche Flügel stets pigmentiert, Farbe variierend zwischen grau, braun, braunschwarz.
3. *Antennen.* Die Seitenfiedern der weiblichen Antennen sind so kurz, daß sie dem unbewaffneten Auge nicht auffallen. Männliche Antennen sind lang gefiedert. (s. Taf. VI Fig. 97, Taf. VII Fig. 124.)
4. *Abdomen.* Weibliches Abdomen dick, weißlich behaart, terminal dicht mit der Afterwolle bedeckt, die auf die abgelegten Eier abgerieben wird, so den Eischwamm bildend. Männliches Abdomen schlank, nadelförmig, hinten in einen Haarpinsel endigend, von der Farbe der Flügel.
5. *Genitalien.* Erwachsenes Ovar aus dicht zusammengeknäulten Eiröhren bestehend, die von 50 bis 1200 reifen Eiern enthalten, die den Leib prall anfüllen. Hoden ein unpaarer Körper von Stecknadelkopfgröße.
6. *Kopulationsorgane.* Außerordentlich verschieden, wie Textfig. 31 zeigt. Einzelheiten an anderer Stelle.
7. *Instinkte.* Bei Tage sitzt das Weibchen still. Von Ausnahmen abgesehen, kann man es reizen wie man will, es bewegt sich nicht, ist völlig indolent. Niemals sah ich ein Weibchen bei Tage fliegen. Männchen sind sehr reizbar und fliegen auf kleinsten Reiz hin heftig umher.
8. *Kopulationsinstinkte.* Sie sind stärker als bei den meisten Lepidopteren. Ein normales Weibchen zieht meist sofort die Männchen an und normale Männchen sind außerordentlich kopulationslustig.

3. Charakterisierung der Intersexualitätsklassen.

Um die Darstellung der experimentellen Resultate zu erleichtern, teilen wir die intersexuellen Tiere in Klassen ein, die natürlich künstlicher Natur sind, in Wirklichkeit ineinander übergehen. Wir sehen

dabei von Einzelheiten ab, die im entwicklungsphysiologischen Teil behandelt werden. Wir benutzen die folgenden Bezeichnungen:

I. Weibliche Intersexualität.

Intersexuelle Weibchen sind genetisch Weibchen, die im Laufe ihrer Entwicklung mehr oder minder viele männliche Attribute entwickeln.

A. Gifutypus.

Wir müssen bei weiblicher Intersexualität zwei Typen unterscheiden, die darin verschieden sind, wie sich die Intersexualität in der Flügel-färbung äußert. Der erste Typus kommt bis jetzt nur vor, wenn die Rasse Gifu I für die Intersexualität verantwortlich ist, weshalb wir vom Gifu-typus reden. Bei ihm sind in früheren Intersexualitätsstufen die Flügel noch von weißer weiblicher Farbe und nehmen mit ansteigender Inter-sexualität die männliche Pigmentierung in Form von sich über die Flügel allmählich ausbreitenden Pigmentströmen an. Alles andere ist wie beim Haupttypus.

a) Beginnende Intersexualität. Flügelform- und Farbe weiblich. Einige Antennenfiedern zuerst, dann weiterhin alle verlängern sich. Abdomen normal. Genitalien normal. Instinkte normal. Die Tiere sind fruchtbar. Beispiel Taf. II Fig. 17.

b) Schwache Intersexualität. Kontinuierlich mit vorgehender verbunden. Flügelform weiblich. Flügel-farbe von weiblich beginnend bis $\frac{1}{4}$ mit männlichem Pigment bedeckt. Antennen etwas gefiedert. Abdomen und innere Genitalien weiblich. Kopulationsapparat bereits deutlich intersexuell. Instinkte weiblich. Die Tiere kopulieren und setzen normal aussehenden Eierschwamm ab, der aber keine Eier enthält, da die Legeröhre nicht mehr funktioniert. Beispiel Taf. II Fig. 18—23, 26.

c) Mittlere Intersexualität. Kontinuierlich mit vorhergehender verbunden. Flügelform weiblich. Flügel-farbe zeigt weitere Zunahme des männlichen Pigments, das vorherrschend wird. Antennen mittelstark gefiedert. Abdomen und innere Genitalien weiblich, aber weniger reife Eier im Ovar. Kopulationsapparat beträchtlich intersexuell. Instinkte weiblich bis intermediär, aber nur geringe Anziehungskraft auf Männchen. Selten erfolgt Kopulation von kurzer Dauer. Dann reibt sich das Tier etwas Afterwolle ab und bildet rudimentären Eierschwamm ohne Eier. Beispiel Taf. II Fig. 24, 25, 27, 28.

d) Starke Intersexualität. Kontinuierlich mit vorhergehender verbunden. Flügelform ist bei den Minusindividuen der Gruppe noch

fast weiblich, und wird, durch alle Übergänge hindurch, bei den Plusindividuen nahezu männlich. In der Flügelfarbe verschwindet weiß bis auf geringe Streifen. Antennen stark gefiedert, wenn auch etwas weniger als beim Männchen. Das Abdomen ist bei Minusindividuen noch ziemlich dick und nimmt dann ab bis zu nahezu völliger Männlichkeit. Die Form und Behaarung ist fast männlich bis ganz männlich. Die Gonade ist ein jugendliches Ovar mit weitgehenden Rückbildungen. Kopulationsapparat stark intersexuell. Instinkte intermediär bis mehr männlich. Kopulieren nicht mehr und verlassen ihren Platz, wenn gelegentlich ein Männchen sie belästigt. Beispiel Taf. II Fig. 29—34.

e) Höchstgradige Intersexualität oder Weibchenmännchen. Tiere äußerlich völlig gleich Männchen, mit Ausnahme von kleinen weißen „Spritzern“ auf den Flügeln. Gonade zeigt die letzten Übergänge von einem sich rückbildenden Ovar in einen Hoden. Kopulationsapparat männlich oder fast männlich. Instinkte männlich, kopulieren mit Weibchen, aber sehr selten erfolgreich. Beispiel Taf. II Fig. 35, 36.

B. Haupttypus.

Wir unterscheiden hier genau die gleichen Stufen wie im Gifutypus. Der wesentliche Unterschied besteht nur darin, daß stets, abgesehen vom allerersten Beginn der Intersexualität, die Flügelfarbe völlig männlich ist. Häufig finden sich auf allen Stufen in dieser männlichen Farbe feine radiäre Spritzer von weiß. Ihr Vorkommen ist aber unregelmäßig. Die Farbe des Flügelpigments ist je nach den benutzten Rassen verschieden und hat nichts mit dem Grad der Intersexualität zu tun. Im übrigen paßt die vorhergehende Charakteristik der beginnenden, schwachen, mittleren, starken und hochgradigen Intersexualität auch auf diese Gruppe. Zwischen mittlerer und starker Intersexualität (oder richtiger am Anfang der starken) steht hier noch eine sehr charakteristische Form, die wir als Aomori-Typus bezeichnen wollen. Die Weibchen dieses Typus haben den dicken Leib normaler Weibchen, der aber fast völlig die Form und Behaarung eines männlichen Leibes besitzt. Das Ovar ist fast oder ganz embryonal, in Degeneration und nicht sehr viel größer als ein Hoden. All das Fett, das diese Weibchen zur Bildung der Eidotter aufgestapelt haben, ist unverbraucht und so ist der Leib angefüllt mit einer braunen Brühe, die mit mehr oder minder abgebauter Nahrung angefülltes Blut darstellt. Diese schwillt das Abdomen so an, daß es den Tieren fast nie gelingt, ohne Hilfe aus der Puppenschale zu kommen.

Am Ende dieser auf Taf. I illustrierten Serie steht als letzter möglicher Typus

f) die völlige Geschlechterumkehr, das heißt die Entwicklung aller genetisch weiblichen Eier zu Männchen, die sich, soweit bekannt, in nichts von normalen Männchen unterscheiden. Es wurde nur bisweilen festgestellt, daß die zuletzt schlüpfenden Männchen dieser Zuchten, die mit Sicherheit als genetische Weibchen anzusprechen sind, unfruchtbar waren. Die Ursache ist noch nicht bekannt.

II. Männliche Intersexualität.

Intersexuelle Männchen sind genetisch Männchen, die aber im Lauf der Entwicklung mehr oder minder viele weibliche Attribute entwickeln. Auch bei ihnen können wir eine Reihe von Stufen unterscheiden, die kontinuierlich ineinander übergehen. In bezug auf die Art, wie die männliche Flügelfärbung in die weibliche übergeht, entsprechen die intersexuellen Männchen alle dem Gifutypus der Weibchen. Ein anderer Typus wurde bisher nicht gefunden.

a) Beginnende Intersexualität. Flügelform männlich. Flügelfarbe männlich, aber an irgend einer Stelle der Ober- oder Unterseite irgend eines der Flügel tritt ein kleiner Mosaikfleck weiblicher Farbe auf. Antennen männlich. Abdomen und innere Genitalien männlich. Kopulationsapparat entweder rein männlich oder erste Zeichen der Intersexualität am Uncus. Fluginstinkte männlich, ebenso Kopulationsinstinkte. Völlig fruchtbar. Beispiele Taf. III Fig. 38—50.

b) Schwache Intersexualität. Flügelform männlich. In der Flügelfarbe treten mehr keilförmige Streifen weiblicher Farbe in unregelmäßiger Verteilung, aber typischem Verhältnis zu Flügelachsen und Adern auf. Antennen männlich, Abdomen männlich. Innere Genitalien männlich, aber im Hoden finden sich bei manchen Individuen Eizellnester. Kopulationsapparat beginnend intersexuell. (Uncus). Instinkte und Kopulationsfähigkeit männlich. Fruchtbar. Beispiele Taf. III, IV Fig. 51=60.

c) Mittlere Intersexualität. Flügelform nähert sich der weiblichen mit merkwürdigen Wachstumsstörungen, die häufig gutes Ausbreiten verhindern. Flügelfarbe mehr und mehr weiblich unter Verdrängung des männlichen Pigments. Antennen männlich, Abdomen leicht verdickt, beginnende weibliche Behaarung, Zeichnung und Afterwolle. Innere Genitalien ein oft beträchtlich geschwollener Hoden, der fast nur atypische Spermien enthält, manchmal auch Eier. Kopulationsapparat mehr intersexuell. Instinkte und Kopulationsfähigkeit bei den

Minusindividuen noch männlich, bei den Plustieren schon intermediäre Instinkte, keine Kopulationslust. Fruchtbarkeit minimal oder fehlend. Beispiele Taf. IV, V Fig. 61—81.

d) Starke Intersexualität. Flügelform fast bis ganz weiblich. In der Flügelfarbe wird das männliche Pigment bis auf Reste entlang den Adern reduziert. Erst auf den höchsten Stufen erscheinen die Antennen schwächer gefiedert. Abdomen mehr und mehr weiblich in Form, Farbe und Behaarung. Innere Genitalien ein großer, mehr oder weniger zweiteiliger Hoden bis zwei längliche Gonaden. Diese sind degenerierende Hoden, gefüllt mit degenerierendem Material und meist atypischen Spermienbündeln, dazwischen manchmal, aber nicht immer, Eizellgruppen. Gewisse histologische Feinheiten der Gonade mehr weiblich. Das vas deferens beginnt 4 Kelche in den Hoden zu treiben, entsprechend dem Übergang der gemeinsamen Eileiter in die Eiröhren. Kopulationsapparat noch mehr intersexuell. Instinkte intermediär bis völlig weiblich bei den Plusindividuen. Natürlich keine Kopulation oder Fruchtbarkeit. Beispiele Taf. V Fig. 82—96.

e) Hier sollte nun höchstgradige Intersexualität anschließen bei der die noch fehlenden kleinen Schritte zu völliger Weiblichkeit angetroffen werden. Diese Stufe wurde bis jetzt nicht gezüchtet und kann mit den vorhandenen Rassen auch wohl nicht erhalten werden. Ja, vielleicht ist sie sogar physiologisch unmöglich(?).

f) Wie bei der weiblichen Intersexualität, so ist auch hier die letzte Stufe die der völligen Geschlechterumkehr, der Verwandlung aller genetischen Männchen in Weibchen, die von normalen Weibchen nicht zu unterscheiden sind.

Dies ist nur eine kurze Charakteristik der Intersexualitätsstufen. Alle Einzelheiten sind im entwicklungsphysiologischen Teil abgehandelt.

4. Vorbemerkungen über das Zahlenverhältnis der Geschlechter.

Da bei der Beurteilung einiger Zuchten das Zahlenverhältnis der Geschlechter in Betracht kommt, müssen darüber einige Worte vorausgeschickt werden. Die Verhältnisse liegen bei unserm Objekt nicht so einfach, weil die dispar-Raupen sowohl in der Natur, sowie in den Kulturen gewissen Infektionskrankheiten ausgesetzt sind, die einen selektiven Einfluß auf das Zahlenverhältnis der Geschlechter ausüben.

Wir verzichten darauf, die umfangreichen Einzeldaten, die wir im Lauf der Jahre sammelten, hier zu veröffentlichen und teilen nur die Hauptresultate mit. Zwei gleich bösartige Krankheiten suchen die Raupen heim, die Polyederkrankheit und die Flacherie. Erstere, deren Natur erst teilweise aufgeklärt ist, trifft die Raupen in allen Altersstufen und erreicht bei sehr schlimmen Infektionen ihren Höhepunkt meist in jungen Raupenstadien. Die Krankheit ist makroskopisch daran zu erkennen, daß die sterbenden Tiere in ekelregender Weise zerlaufen. Ein wesentlicher Einfluß dieser Krankheit auf das Zahlenverhältnis der Geschlechter liegt nicht vor. Die Flacherie hingegen, eine Bakterienkrankheit, erreichte, wo ich sie beobachtete, ihren Höhepunkt stets bei erwachsenen Raupen, die, wenn sie abgestorben sind, oft völlig lebensfrisch aussehen und, wenn aufgenommen, wie ein Gummischlauch erscheinen, dehnbar und elastisch. Es ist nun eine Tatsache, die wir in Hunderten von Einzelzuchten feststellten, daß bei der Mehrzahl unserer Rassen die männlichen Raupen nur 4 Häutungen durchmachen, die weiblichen aber 5 (s. später). Die Folge davon ist, daß die Männchen leichter durchkommen, bevor die sehr infektiöse Krankheit ihren Höhepunkt erreicht hat, während die länger fressenden Weibchen betroffen werden. Flacherie verschiebt somit das Zahlenverhältnis zugunsten der Männchen. Diese Tatsache wird durch die folgenden Daten illustriert. In einer Serie von Zuchten, in denen Flacherie fehlte, aber eine außerordentliche Sterblichkeit junger Stadien durch Polyederkrankheit verursacht wurde, war die Geschlechterzahl nahe der Norm, nämlich:

1. Sterblichkeit vor der 5. Häutung 82,3%
nach der 5. Häutung 0,0%
Zahlenverhältnis ist 105,6 ♂ : 100 ♀

In einer Serie von Zuchten aber, die eine Mischinfektion beider Krankheiten aufwiesen, waren die Verhältnisse so, wenn nur die Sterblichkeit nach der 4. Häutung berücksichtigt wird:

2. Sterblichkeit nach 4. Htg. mehr als 90% = nur ♂
3. " " " " " " 50% = 246 ♂ : 100 ♀
4. " " " " " " 20% = 177,8 ♂ : 100 ♀
5. " " " " " " 10% = 142,7 ♂ : 100 ♀
6. " " " " weniger " 10% = 103,1 ♂ : 100 ♀

Diese Daten bedürfen wohl keiner weiteren Erläuterung.

Es folgt daraus also, daß das normale Zahlenverhältnis nicht aus noch so großen Zahlen gewonnen werden kann, wenn nicht die Sterblichkeitsrate bekannt ist und ihre Verteilung auf die Raupenstadien.

Wir hatten früher auf Grund von Zuchten, in denen keine der beiden Krankheiten vorhanden war und in denen die Sterblichkeit praktisch gleich Null war, ein Zahlenverhältnis von 1078 ♂ : 1230 ♀ festgestellt, also ein leichtes Überwiegen der Weibchen, nämlich 87,6 ♂ : 100 ♀. Im einzelnen hatten etwa ein Drittel der Zuchten ein leichtes Überwiegen der Männchen, die anderen ein Überwiegen der Weibchen gezeigt. Dieses Verhältnis wird nun durch folgende Tatsachen bestätigt. Wir haben neuerlich auch aus einer sehr großen Zahl von Einzelzuchten direkt nach dem Ausschlüpfen eine Anzahl, meist 30, Raupen isoliert und jede einzelne in einem besonderen Glas gezüchtet, um die Wachstumskurven aufzunehmen. Tod und Todesursache jeder Raupe ist somit bekannt. Die folgende Tabelle gibt einen Auszug der Resultate von 6 derartigen Versuchen:

	Ausgangszahl	Gestorben nach			geschlüpft	
		1.-3. Häutung	4. Häutung	5. Häutung	Männchen	Weibchen
1.	20	—	4	—	8	8
2.	18	—	2	—	6	10
3.	30	8	—	—	9	13
4.	30	4	1	—	13	12
5.	30	—	—	8	15	7 (15)
6.	30	2	1	—	14	13
					65	71

Mit Ausnahme von Nr. 5 erfolgte der Tod an Polyederkrankheit, traf also wohl beide Geschlechter gleichmäßig. Bei Nr. 5 lag Flacherie vor, die 8 der Raupen nach der 5. Häutung tötete. Wir wissen aber positiv, daß diese alle weibliche Raupen waren, weshalb die Zahl 15 in Klammern für Weibchen eingesetzt ist. Das Zahlenverhältnis ist somit 65 ♂ : 71 ♀ oder 91,5 ♂ : 100 ♀, was der früheren Berechnung sehr nahe kommt. Wir können somit sagen, daß das normale Zahlenverhältnis der Geschlechter um 1 : 1 schwankt, mit einer Neigung zur Produktion eines Weibchenüberschusses. Aus dem Vorhergehenden folgt weiterhin, daß in infizierten Zuchten ein Männchenüberschuß keine Bedeutung haben muß, während ein Weibchenüberschuß im gleichen Fall Beachtung verdient. Aus kleinen Zuchten von dispar sollten aber Schlüsse in bezug auf Zahlenverhältnisse der Geschlechter nur gezogen werden, wenn das Verhalten zur selektiven Elimination bekannt ist.

5. Versuche über weibliche Intersexualität.

I. Schwache und starke Rassen und die F₁-Intersexualität.

Nach dem Verhalten bei Kreuzungen können wir zwei Gruppen von Rassen unterscheiden, die wir als schwache und starke bezeichnen wollen. Schwache Rassen sind solche, deren Eier, wenn von dem Sperma einer starken Rasse befruchtet, normale Männchen und intersexuelle Weibchen irgend einer Stufe liefern. Starke sind solche, deren Sperma sich so verhält, wie eben gesagt, deren Eier aber, wenn von dem Sperma einer schwachen Rasse befruchtet, normale Nachkommenschaft ergeben.

Also:

F₁ Schwache ♀ × starke ♂ = ♂♂ + intersexuelle ♀

F₁ Starke ♀ × schwache ♂ = ♂♂ + ♀♀

Schwache Rassen sind alle europäischen und amerikanischen, sowie die japanischen Rassen Kumamoto, Fukuoka, Kyoto, Hokkaido, japonica Br; starke Rassen sind die japanischen Rassen Gifu, Ogi, Saitama, Tokyo, Aomori, japonica X, japonica Y.

Um überflüssige Worte zu sparen, stellen wir in der folgenden Darstellung stets das Resultat in Sperrdruck voran und lassen das Material, aus dem es hervorgeht, folgen. Die gesperrten Sätze können zugleich als Zusammenfassung der Resultate dienen.

A. Sämtliche benutzten Rassen sind, wenn rein gezüchtet, sexuell völlig normal.

Wir haben in den vielen dieser Untersuchung gewidmeten Jahren sämtliche Rassen in mehreren oder vielen Generationen gezogen. Die Zahl der gezogenen Individuen ist nur in vielen Tausenden anzugeben. (Wir zählten sie nicht im einzelnen; aber es sei bemerkt, daß unser Mitarbeiter Machida, der nur zwei Rassen [Tokyo und Hokkaido] züchtete, in seinen Listen 9000 Individuen verzeichnet.) Niemals ist in irgend einer Rasse eine sexuelle Abnormität aufgetreten. Dies stimmt zu den Erfahrungen aus der Natur. Gelegentlich wird einmal in der Natur ein bilateraler Gynandromorph gefunden und vereinzelte intersexuelle Männchen (die Farbenzwitter der Sammler) treten gelegentlich auf und finden ihren Weg in Sammlungen. Dabei kommen die Schwamm-

spinner in Infektionsdistrikten wie etwa im Staat Massachusetts in Millionen und Abermillionen zur Beobachtung.

B. Sämtliche schwachen Rassen, in irgendeiner Richtung untereinander gekreuzt, ergeben niemals weibliche Intersexualität.

Da hier wie im folgenden nur von weiblicher Intersexualität die Rede ist, werden intersexuelle Männchen bei den Männchen mitgezählt. Ein (i) hinter ♂ bedeutet, daß hier männliche Intersexualität auftritt. Die betreffenden Zuchten werden uns dann später wieder begegnen. Die folgende Tabelle illustriert obigen Satz, von dem niemals eine Ausnahme gefunden wurde:

Bezeichnung der Zucht	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V A 9	Schneidemühl ♀ × Fukuoka ♂	67	113
V A 10	Fukuoka ♀ × Schneidemühl ♂	9	33
V A 27	Schneidemühl ♀ × Fukuoka ♂	15	20
V A 11	Schneidemühl ♀ × Kumamoto ♂	9	24
V A 17	Schneidemühl ♀ × Kumamoto ♂	55	93
V A 12	Kumamoto ♀ × Schneidemühl ♂	36	23
V A 18	Kumamoto ♀ × Schneidemühl ♂	27	25
V A 13	Schneidemühl ♀ × Hokkaido ♂	118	150
V A 15	Schneidemühl ♀ × Hokkaido ♂	4	26
V A 14	Hokkaido ♀ × Schneidemühl ♂	89	87
V A 18 ?	Hokkaido ♀ × Schneidemühl ♂	25	28
V A 19	Schneidemühl ♀ × Kyoto ♂	61	75
V A 25	Schneidemühl ♀ × Kyoto ♂	10	30
V A 20	Kyoto ♀ × Schneidemühl ♂	25	34(i)
V A 29	Fiume ♀ × Kumamoto ♂	2	3
V A 31	Fiume ♀ × Kumamoto ♂	3	5
V A 30	Kumamoto ♀ × Fiume ♂	42	27
V A 32	Kumamoto ♀ × Fiume ♂	12	11
V A 55	Hokkaido ♀ × Fiume ♂	85	59
V A 38	Hokkaido ♀ × Kumamoto ♂	17	20
V A 54	Hokkaido ♀ × Kumamoto ♂	4	20
V A 37	Kumamoto ♀ × Hokkaido ♂	23	34(i)
V A 43	Hokkaido ♀ × Fukuoka ♂	39	85
V A 52	Hokkaido ♀ × Fukuoka ♂	12	15
V A 44	Fukuoka ♀ × Hokkaido ♂	37	18(i)
V A 53	Hokkaido ♀ × Kyoto ♂	8	23
V B 30	Schneidemühl ♀ × Kumamoto ♂	23	40
V B 32	Schneidemühl ♀ × Kumamoto ♂	74	62
V B 31	Kumamoto ♀ × Schneidemühl ♂	16	15

Bezeichnung der Zucht	Kreuzung		Weibchen	Männchen
V B 33	Kumamoto	♀ × Schneidemühl ♂	28	35
V B 34	Schneidemühl	♀ × Fukuoka ♂	53	78
V B 42	Schneidemühl	♀ × Fukuoka ♂	51	86
V B 35	Fukuoka	♀ × Schneidemühl ♂	43	46
V B 38	Schneidemühl	♀ × Hokkaido ♂	57	55
V B 39	Hokkaido	♀ × Schneidemühl ♂	67	69
V B 40	Schneidemühl	♀ × Hokkaido ♂	100	100
V B 41	Hokkaido	♀ × Schneidemühl ♂	113	112
V B 43	Schneidemühl	♀ × Kyoto ♂	43	50
V B 45	Schneidemühl	♀ × Kyoto ♂	40	42
V B 50	Kumamoto	♀ × Hokkaido ♂	46	46
V B 51	Hokkaido	♀ × Kumamoto ♂	54	85
V B 52	Hokkaido	♀ × Kumamoto ♂	27	31
V B 57	Hokkaido	♀ × Kumamoto ♂	48	66
V B 55	Hokkaido	♀ × Fukuoka ♂	21	24
V B 56	Hokkaido	♀ × Fukuoka ♂	32	44
V B 58	Hokkaido	♀ × Kyoto ♂	62	70
W A 90	Massachusetts	♀ × Hokkaido ♂	10	16
W B 2	Fiume	♀ × Hokkaido ♂	7	9
W B 30	Stuttgart	♀ × Fiume ♂	17	14
W B 33	Fiume	♀ × Stuttgart ♂	81	71
W B 32	Fiume	♀ × Kumamoto ♂	15	52
W B 31	Kumamoto	♀ × Fiume ♂	18	14
W B 86	Fiume	♀ × Berlin ♂	15	14
W B 96	Berlin	♀ × Fiume ♂	22	27
W B 92	Stuttgart	♀ × Kumamoto ♂	6	7
W B 97	Stuttgart	♀ × Kumamoto ♂	27	54
W B 81	Hokkaido	♀ × Kyoto ♂	29	39
X B 7	Berlin	♀ × Kumamoto ♂	54	53
X B 13	Kumamoto	♀ × Berlin ♂	13	6
V B 15	Schneidemühl	♀ × Fiume ♂	32	45
Summa			2178	2658

Es ist zu dieser Tabelle noch folgendes zu bemerken:

1. Manche der Kombinationen sind vielfach wiederholt, ohne daß das Resultat sich änderte. 2. Die Lokalität, in der gezüchtet wurde, hat keinen Einfluß; die A-Kulturen waren in Amerika, die B-Kulturen in München und Berlin gezüchtet worden. Das übereinstimmende Resultat der Wiederholungen bezieht sich nicht nur auf Kreuzungen mit Geschwisterindividuen. Bei den meisten Rassen waren vielmehr ursprünglich 2 oder 3 in der Natur gefundene Gelege gezüchtet worden. Die

Individuen der gleichen Rasse stammen daher vielfach von individuell verschiedenen Vorfahren ab. So sind etwa in den Kreuzungen Schneidemühl \times Kumamoto zwei aus der Natur stammende Linien beiderseits vertreten, die in den Protokollen der Reinzuchten von Tokyo 1914 als Schneidemühl U 10 und U 11 und Kumamoto U 18 und U 24 figurieren.

C. Sämtliche starken Rassen, in irgend einer Richtung untereinander gekreuzt, ergeben niemals weibliche Intersexualität.

Dieser Satz wird von folgender Tabelle illustriert:

Bezeichnung der Zucht	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V A 41	Aomori ♀ \times Gifu I ♂	29	41
V A 42	Gifu I ♀ \times Aomori ♂	50	49
W B 88	Ogi ♀ \times Japonica X ♂	42	46
X B 59	Japonica X ♀ \times Aomori ♂	19	23
X B 60	Japonica X ♀ \times Ogi ♂	49	45
Summa		189	204

Eine Anzahl Zuchten dieser Art, die für eine andere Untersuchung dienten, wurden nicht völlig aufbewahrt und sind in den Protokollen als „alles normal“ verzeichnet.

D. Sämtliche Kreuzungen von Weibchen der starken Rassen mit Männchen der schwachen Rassen, also die reziproke F_1 der Intersexualitätskreuzungen, ergeben ausnahmslos normale Weibchen.

Die folgende Tabelle erläutert diese wichtige Tatsache:

Bezeichnung der Zucht	Kreuzung	Weibchen	Männchen
d h 1912	Jap y ♀ \times Rheinland ♂	51	40
T 18	Jap Br ♀ \times Rheinland ♂	38	41
T 17	Jap Br ♀ \times Rheinland ♂	60	55
V A 22	Aomori ♀ \times Schneidemühl ♂	70	31
V A 34	Aomori ♀ \times Fiume ♂	74	35
V A 24	Ogi ♀ \times Schneidemühl ♂	45	29
V A 46	Ogi ♀ \times Hokkaido ♂	42	54
V A 47	Ogi ♀ \times Kumamoto ♂	4	17
V A 36	Gifu I ♀ \times Fiume ♂	45	39

Bezeichnung der Zucht	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V A 50	Gifu I ♀ × Kumamoto ♂	17	33
V B 37	Ogi ♀ × Schneidemühl ♂	87	86
V B 48	Gifu I ♀ × Kumamoto ♂	12	20
W A 87	Aomori ♀ × Massachusetts ♂	6	7
W A 91	Ogi ♀ × Massachusetts ♂	12	18
W A 83	Gifu II ♀ × Massachusetts ♂	10	15
W B 27	Aomori ♀ × Stuttgart ♂	19	18
W B 14	Gifu II ♀ × Fiume ♂	42	50
X B 3 a	Ogi ♀ × Berlin ♂	10	5
X B 10	Ogi ♀ × Berlin ♂	91	78
X B 58	Ogi ♀ × Fiume ♂	50	48
X B 11	Gifu II ♀ × Berlin ♂	62	69
M 13, 9	Tokyo ♀ × Hokkaido ♂	130	117
M 15 (5 Zucht.)	Tokyo ♀ × Hokkaido ♂	114	90
M 16 (12 „)	Tokyo ♀ × Hokkaido ♂	386	246 ¹⁾
M 17 (4 „)	Tokyo ♀ × Hokkaido ♂	287	241
M 18 (4 „)	Tokyo ♀ × Hokkaido ♂	254	210 ¹⁾
Y B 14	Aomori ♀ × Berlin ♂	55	39
Summa		2073	1731

Es ist zu dieser Tabelle noch zu bemerken, daß die Kreuzung Aomori ♀ × Hokkaido ♂ niemals zustande kam, obwohl sie jährlich versucht wurde. Diese Kombination scheint demnach entwicklungsunfähig zu sein, während die reziproke Kreuzung stets gelingt. Es ist dies der einzige derartige Fall, der mir begegnet ist. Bei den Hokkaido-Kreuzungen kommen gelegentlich intersexuelle Männchen vor. Dies wird später besprochen werden.

E. In sämtlichen Kreuzungen von Weibchen der schwachen Rassen mit Männchen der starken Rassen besteht F₁ aus normalen Männchen und ausschließlich intersexuellen Weibchen²⁾ der verschiedenen Stufen.

Wir geben im folgenden zunächst eine Schilderung der verschiedenen Zuchten dieser Art und lassen dann die Analyse der Befunde folgen. ♀ I bedeutet intersexuelle Weibchen.

¹⁾ Werden später bei männlicher Intersexualität nochmals erwähnt.

²⁾ Die bemerkenswerten Ausnahmen von dem „ausschließlich“ werden in der Einzelbeschreibung diskutiert.

a) Beginnende Intersexualität.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen	Weibchen
1	V A 49	Kumamoto ♀ × Gifu II ♂ ¹⁾	24	11	1
2	V B 49	„ ♀ × „ II ♂	8	17	1

Diese Weibchen beginnender Intersexualität fallen im wesentlichen unter die Beschreibung des Typus, die früher gegeben wurde. Sie gehören zu dem Haupttypus der Intersexualität, unterscheiden sich aber von typischen Stücken dieses Typus dadurch, daß die Flügelfärbung nicht völlig männlich ist, sondern wesentlich heller, eigentlich nur eine leichte Verdunklung darstellt. In dieser Verdunklung erscheinen meist die so charakteristischen Spritzer weißer weiblicher Färbung. Nur Plussexemplare zeigen schon männliche Flügelfärbung. (Diskussion der Flügelfärbungsphänomene im physiologischen Teil.) Es sei bemerkt, daß die Kreuzung Kumamoto × Gifu II zu den Rassekombinationen gehört, die auch bei normalen Tieren leichte Flügelpigmentierung besitzen, die gar nichts mit Intersexualität zu tun hat. Die Antennen geben hier die entscheidende Auskunft.

Die fluktuierende Variation innerhalb der intersexuellen Weibchen ist nicht sehr groß. Ein Minus-Individuum ist ein normales Weibchen und ein Plus-Individuum zeigt bereits den nächsten Typus der schwachen Intersexualität.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen	Weibchen(?)
3	V A 48	Kumamoto ♀ × Ogi ♂	11	9	3

Einzelheiten wie bei den vorhergehenden. Die Minustiere gehen so unmerkbar ins Normale über, daß sie kaum zu klassifizieren sind.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen	Weibchen
4	T 19	Japonica Br ♀ × Japonica X ♂	47	35	
5	T 23	„ Br ♀ × „ X ♂	11	19	1
Summa			91	91	3—6

¹⁾ Über Gifu I und Gifu II s. später.

Diese Kombination, die später noch in anderem Zusammenhange diskutiert wird, gehört dem Normaltypus an. Die fruchtbaren intersexuellen Weibchen haben die männliche Flügelfärbung. Auch hier ist die fluktuierende Variation die gleiche wie vorher, wie das normale Minusindividuum in T 23 zeigt.

Dieser Typus der beginnenden Intersexualität ist für die Analyse der Genetik des Phänomens so wichtig, weil hier noch die intersexuellen Weibchen fruchtbar sind. Ein Vergleich der Figuren 1, 2 Taf. I und Fig. 1 Taf. I Bd. XI dieser Zeitschrift ist übrigens sehr lehrreich, weil er zeigt, wie leicht die Intersexualitätsstufen vor völliger Kenntnis des Phänomens verwechselt werden konnten und wurden. Es ist ja naheliegend, sich zunächst an die Flügelfärbung zu halten. Dann würden die Tiere von T 19 einen viel höheren Grad der Intersexualität darstellen als die von V 49. Wir wissen jetzt, daß dies irrig ist. Im entwicklungsphysiologischen Teil wird die Frage weiterhin diskutiert werden.

b) schwache Intersexualität.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen	Weibchen
6	V A 26	Schneidemühl ♀ × Gifu I ♂	70	28	
7	V B 47	desgl.	22	9	
8	V A 21 × 31	desgl.	?	10 ¹⁾	
9	V A 51	Hokkaido ♀ × Gifu I ♂	66	15	
10	V B 60	Hokkaido ♀ × Gifu I ♂	34	12	2 (?)
Summa			192	74	2 (?)

Die Weibchen hier entsprechen der Beschreibung für den Gifutypus b. Sie sind stets unfruchtbar. Innerhalb der Einzelzucht besteht eine nicht sehr große Variabilität.

Es ist bemerkenswert, daß die unter 6 und 8 aufgeführten Duplikate im Mittelwert ihrer Variabilität etwas verschieden sind. Die Abbildungen Fig. 18—23 und 25—28 Taf. II zeigen, daß Nr. 8 im Durchschnitt ein wenig mehr intersexuell ist als Nr. 6. Ebenso ist V B 60 weniger intersexuell wie V A 51. Wir werden der gleichen Erscheinung wieder begegnen. In V A 26 findet sich ein Minusindividuum, das sozusagen normal ist; ebenso 2 in V B 60. Typus der Antennen siehe Fig. 102—107 Taf. VI, der Kopulationsapparate Textfig. 36—38, Gonaden sichtlich normal.

¹⁾ In dieser Kultur, die als Kontrolle benutzt war, sind die ♂♂ nicht aufbewahrt und gezählt worden.

Es fällt in diesen Zuchten der außerordentlich hohe Prozentsatz von ♂♂ auf, der in so tadellos gediehenen Kulturen wie Nr. 6 und 9 kein Zufall sein kann. Das ist auch nicht der Fall. Es liegt vielmehr hier eine Besonderheit vor, die später genau analysiert werden wird. Hier sei schon vorausgenommen, daß sich die Rasse Gifu als eine heterozygote Rasse erwiesen hat, zwischen Gifu I und II.

c) mittlere Intersexualität.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen
11	W A 92	Massachusetts ♀ × Ogi ♂	24	16
12	X A 47	desgl.	15	7
13	X A 46	Massachusetts ♀ × Gifu II ♂	4	3 ¹⁾
14	V A 24 × 27	Kumamoto ♀ × Aomori ♂	♂♂	16 ²⁾

Die Individuen entsprechen der früheren Beschreibung. Keines ist fruchtbar. Die fluktuierende Variabilität erstreckt sich von einigen Individuen, die als schwach intersexuell bezeichnet werden müssen, bis zu einigen, die an starke Intersexualität grenzen. Nr. 14 gehört dem oben beschriebenen Aomoritypus an und könnte auch schon zu starker Intersexualität gerechnet werden. Zu Nr. 13 ist zu bemerken, daß in zwei aufeinander folgenden Jahren die Zuchten nahezu völlig ausstarben; sie scheinen besonders empfindlich. Das Resultat ist aber durch später zu nennende F₂-Kulturen bestätigt. Zwei Weibchen sind schwach bis mittel J, eins praktisch normal. (Siehe später die Besprechung der Rasse Gifu.)

Die Resultate dieser Gruppen werden wesentlich ergänzt durch die später zu nennenden Mehrfachkreuzungen.

d) starke Intersexualität.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen
15	D ₁ 1911	dispar Rheinland ♀ × Japonica X ♂	alle normal	alle ³⁾
16	V A 35	Fiume ♀ × Gifu I ♂	57	14

¹⁾ Eines fast normal.

²⁾ Die ♂♂ waren nicht aufbewahrt worden.

³⁾ Konnten nicht mehr gezählt werden, die Zucht, von der einige Dutzend Weibchen-J. aufbewahrt sind, war sehr groß.

Die Individuen entsprechen der obigen Beschreibung und zwar 15 dem Normaltyp, 16 dem Gifutypus. Die fluktuierende Variation ist nicht unbeträchtlich, Minusindividuen können noch als mittel-intersexuell bezeichnet werden, während die Plusabweicher bereits höchstgradig intersexuell (= Männchenweibchen) sind. Nr. 15 steht etwas mehr nach der Plusseite als No. 16, welche nur ein Männchenweibchen enthält. Wegen des Überwiegens der Männchen in Nr. 16 siehe Bemerkung zu 6 und 9 S. 19, Abbildungen Taf. II Fig. 29—34.

e) Höchstgradige Intersexualität (Weibchenmännchen).

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen	Weibchen
17	T 14 a—e	Schlesien ♀ × Japonica X ♂	337	71	
18	V B 7	Schneidem. ♀ × Japonica X ♂	49	5	
19	V B 8	Fiume ♀ × Japonica X ♂	145	69	
20	W B 34	Stuttgart ♀ × Aomori ♂	34	1	
21	W B 87	Fiume ♀ × Aomori ♂	69	5	
22	X B 8	Berlin ♀ × Gifu II ♂	107	15	
23	Dd 1912	Schlesien ♀ × Japonica Y ♂	135	15	9
24	V B 14	Fiume ♀ × Japonica X ♂	116	39	1
Summa			991	221	10

Die höchstgradig intersexuellen Weibchen oder Weibchenmännchen entsprechen obiger Beschreibung. Auch hier finden wir wieder eine fluktuierende Variation. Die Minusindividuen entsprechen den Plusindividuen der vorhergehenden Gruppe, während die Plusindividuen in die folgende Gruppe der völligen Geschlechtsumwandlung reichen, also Männchen sind. Wir müssen daher annehmen, daß, je geringer die relative Anzahl der Weibchenmännchen, umso mehr genetische Weibchen sind völlig in Männchen verwandelt, um so mehr nach der Plusseite liegt der Mittelwert der Variation. An dieser Tatsache kann nicht der geringste Zweifel herrschen, wie schon in einer früheren Publikation ausgeführt, da gerade diese Zuchten glänzende Kulturen ohne nennenswerte Sterblichkeit sind. Sie wird von neuem bewiesen durch die Zuchten Nr. 20, 21, 22. Wir werden später sehen, daß die Männchen der Rassen Aomori und Gifu II stets völlige Geschlechterumkehr bedingen, wenn mit europäischen Weibchen gekreuzt. Das Auftreten von Männchenweibchen in diesen Kombinationen ist also ein Grenzfall der Minusseite. Und gerade hier ist, wie dann zu erwarten, der Prozentsatz der Männchenweibchen besonders niedrig. Das Verhältnis der Männchenweibchen zu Männchen ist in den Zuchten, die

für diese Intersexualitätsstufen typisch sind, 1 : 9,8, 1 : 9, 1 : 4,75, 1 : 2,1, 1 : 7,1, 1 : 3. In den beiden als Minustypen zu betrachtenden Aomori-Kreuzungen jedoch 1 : 34,5 und 1 : 13,8.

In diesen Züchten begegnen uns nun zum erstenmal die Fälle, in denen neben dem typischen Resultat vereinzelt normale Weibchen auftreten. In Nr. 24 ist es ein einziges, in Nr. 23 dagegen 9. Wir werden der gleichen Erscheinung in der nächsten Gruppe wieder begegnen. In den meisten Fällen handelt es sich stets um ein einziges Weibchen, welches unfehlbar als letztes Individuum der Zucht ausschlüpft. Das gleiche galt auch für den ungewöhnlichen Fall der neun „Extraweibchen“ der Zucht 23. Aber auch die intersexuellen Weibchen dieser Zuchten erschienen als letzte Individuen. In dieser Gruppe treten die Extraweibchen somit im Zahlenverhältnis von 10 : 1212 oder 1 : 121,2 auf. Ihre Bedeutung kann aber erst diskutiert werden, wenn die Interpretation für die genetischen Resultate abgeleitet ist. In unserer Publikation (Goldschmidt und Poppelbaum) 1914 findet sich eine ganze farbenphotographische Tafel mit Weibchenmännchen.

Abbildungen der Kopulationsorgane und Gonaden in der gleichen Publikation, ferner hier Taf. VIII Fig. 142—144, Taf. X Fig. 158—160.

f) völlige Geschlechterumkehr.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Weibchen
25	V A 21	Schneidemühl ♀ × Aomori ♂	118	1
26	V A 28	desgl.	67	
27	V B 44	desgl.	70	1
28	V B 46	desgl.	88	
29	W A 97	desgl.	11	
30	V A 33	Fiume ♀ × Aomori ♂	87	
31	V A 40	Hokkaido ♀ × Aomori ♂	47	
32	V B 53	desgl.	15	
33	V B 59	desgl.	35	
34	X A 44	desgl.	46	
35	W B 83	Stuttgart ♀ × Aomori ♂	100	
36	X B 12	Berlin ♀ × Aomori ♂	118	
37	V A 23	Schneidemühl ♀ × Ogi ♂	31	
38	V B 36	desgl.	142	1
39	V A 45	Hokkaido ♀ × Ogi ♂	53	
40	V B 54	desgl.	23	1
41	V B 61	desgl.	116	
42	X B 57	Fiume ♀ × Ogi ♂	109	1
43	W B 48	Stuttgart ♀ × Ogi ♂	64	

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung			Männchen	Weibchen
44	X B 9	Berlin	♀ × Ogi	♂	123	
45	V A 57	Hokkaido	♀ × Saitama	♂	36	
46	W B 85	Fiume	♀ × Gifu II	♂	73	1
47	M 13, 5	Hokkaido	♀ × Tokyo	♂	22	1
48	M 15, 19		desgl.		3	
49	M 15, 21		desgl.		4	
50	M 15, 22		desgl.		52	
51	M 15, 23		desgl.		8	
52	M 16, 30		desgl.		41	
53	M 16, 31		desgl.		39	
54	M 16, 33		desgl.		53	2
55	M 16, 34		desgl.		31	
56	M 16, 35		desgl.		50	
57	M 16, 36		desgl.		41	
58	M 17, 34		desgl.		29	
59	M 17, 35		desgl.		59	
60	M 17, 36		desgl.		22	
61	M 18, 64		desgl.		54	
62	M 18, 65		desgl.		55	
63	Df 1912	Schlesien	♀ × Japonica Y	♂	36	
64	De 1912		desgl.		7	
65	T 24		desgl.		9	
Summa					2187	9

Das Verzeichnis zeigt, daß die letzte Stufe weiblicher Intersexualität, nämlich völlige Geschlechtsumkehr aller genetischen Weibchen in Männchen, erfolgt, wenn eine der europäischen Rassen, die wir benutzten, sowie die japanische Rasse Hokkaido mit Männchen der Rassen Aomori und Ogi, sowie Saitama, Tokyo und Gifu II gekreuzt werden. Eine besondere Rechtfertigung der Richtigkeit dieses Resultates bedarf es wohl nicht bei 38 Zuchten mit über 2000 Individuen. Dazu können ähnliche Zuchten addiert werden, die in der Zwischenzeit von anderen Autoren ausgeführt wurden. Um möglichen Einwänden zu begegnen, sei jedoch noch folgendes hinzugefügt:

1. In der Zucht V A 21 waren 126 Eier (das ganze Gelege) das Ausgangsmaterial. Nach der zweiten Häutung starb eine Raupe und nach der vierten Häutung zwei. Es sind noch vorhanden 118 Männchen und ein Weibchen. Die fehlenden Individuen sind irgendwie verloren. (Es wurden stets Raupen, die auf dem Tisch oder der Außenwand eines Glases gefunden wurden, getötet, wenn nicht mit absoluter Sicherheit

feststand, wie sie dahin gekommen waren: dadurch wurden in jeder Zucht ein paar Individuen verloren.)

2. Von der Zucht X A 44 waren 30 Raupen direkt nach dem Ausschlüpfen in Einzelgläsern isoliert worden. Nur eine starb, die anderen 29 entwickelten sich zu Männchen. Das gleiche war mit 20 Tieren von X B 57 geschehen. Resultat 16 Männchen.

3. Im Sommer 1916 wurden 5 Einzelgelege der Kreuzung Schneidemühl \times Aomori aufgezogen und nach jeder Häutung eine ganze Zucht abgetötet und sämtliche Gonaden geschnitten. Es waren ausnahmslos Hoden.

Die obigen Zuchten zeigen fernerhin etwas, worauf schon in dem vorhergehenden Kapitel hingewiesen wurde. Die Männchen der Rasse Aomori bewirken in jeder Kombination mit europäischen Rassen die völlige Geschlechtsumkehr. Davon machen auch die Kombinationen Stuttgart resp. Fiume \times Aomori keine Ausnahme. Im vorigen Abschnitt hatten wir aber Fälle jener Kombinationen verzeichnet, in denen ein paar Weibchenmännchen vorhanden waren, was eine kleine Fluktuation des Resultats darstellt, der wir schon früher begegnet waren.

Hier sei auch noch darauf hingewiesen, daß alle sogenannten „Weibchenmännchen“ in den Zuchten als letzte Individuen schlüpfen. Sie sind ja fast ausnahmslos fortpflanzungsunfähig. Als Gegenstück dazu erwiesen sich die letzten $\sigma\sigma$ aus den hier besprochenen Geschlechtsumwandlungszuchten auch meist als unfruchtbar.

Hier begegnen uns auch wieder die „Extraweibchen“ und zwar sind es hier $9 \text{ ♀} : 2187 \text{ ♂} = 1 : 243$, ein Verhältnis, das wohl richtiger ist als das durch einen Ausnahmefall beeinflusste des vorigen Abschnitts.

Wir haben bisher nun die intersexuellen Kombinationen nur aufgeführt, ohne im einzelnen die Gesetzmäßigkeiten zu betrachten, von denen die Erklärung des Phänomens auszugehen hat. Wir tun es wieder in der Form, daß wir die abzuleitenden Sätze voranstellen.

AA. Das Resultat einer bestimmten Kombination ist innerhalb gewisser Variationsgrenzen konstant.

Wo immer der gleiche Versuch mehrmals ausgeführt wurde, ergab er das gleiche Resultat. Von einer Beziehung zu äußeren Bedingungen kann dabei keine Rede sein, da ja die Versuche sich promiscue über drei Erdteile erstreckten. Dem Material, das obigen Satz beweist, sind außerdem alle weiterhin zu verzeichnenden F_2 -usw.-Zuchten noch hinzuzufügen. Wir bemerken dazu, daß wir in vielen Fällen die Einzelzuchten nicht öfters wiederholen konnten, teils wegen des Umfangs der

Untersuchung, teils wegen der äußeren Verhältnisse. In erfreulicher Weise wird diese Lücke aber durch die M-Zuchten ergänzt, die sich zwar nur auf 2 Rassen beziehen (resp. 3), diese aber in außerordentlich zahlreichen Wiederholungen der Kreuzungen studierten.

BB. Wenn weibliche Intersexualität in F_1 erzielt wird, betrifft sie sämtliche Individuen, die genetisch Weibchen sein sollten.

Auf die Ausnahme der „Extraweibchen“ ist bereits hingewiesen worden, auch auf die Fluktuation ins Normale hinein bei beginnender Intersexualität.

CC. Innerhalb einer Zucht (d. h. immer den Nachkommen eines Elternpaares) zeigen die intersexuellen Individuen eine gewisse Fluktuation um das Mittel herum, die zu den Grenzen der vorhergehenden oder nächstfolgenden Klasse führt.

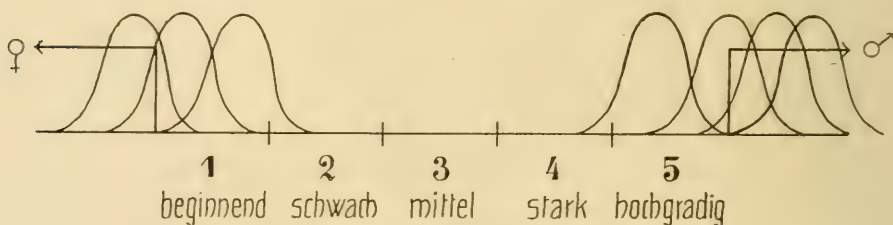


Fig. 2.

Dieser Satz wird durch die vorgehenden Daten wie die zugehörigen Abbildungen demonstriert.

DD. Die extremen Fälle der Intersexualität, sowohl nach der weiblichen wie nach der männlichen Seite fluktuieren daher ins Normale hinüber.

Wenn wir uns die gegenseitigen Beziehungen der Intersexualitätsklassen klarmachen wollen, können wir die folgende graphische Darstellung benutzen (Textfig. 2).

Nahe dem linken Ende einer Geraden liegt die Grenze für Weiblichkeit. Alles links davon ist weiblich. Ebenso ist rechts die Grenze für Männlichkeit. Und dazwischen liegt die ansteigende Reihe der Intersexualität mit unsern 5 Klassen. Man liest bei dieser Darstellung ohne weiteres ab, daß, wo beginnende Intersexualität vorliegt, die Fluktuation ins Normale hinüberreichen kann, die Minusindividuen also normal sein können. Dies zeigen die bei beginnender Intersexualität aufgeführten Zuchten V A 48, V A 49, V B 49, T 23 mit vereinzelt

normalen Weibchen, nämlich eines auf 19, resp. 17, resp. 11, resp. 9 Intersexuelle. Im letzten Fall (V A 48) steht ein Fragezeichen hinter den 3 Weibchen, um anzudeuten, daß kaum zu entscheiden ist, ob sie gerade noch normal, oder aber schon intersexuell sind. Als besonders wichtig muß hier der bisher noch nicht erwähnte Grenzfall gelten, der bei Kreuzung der Weibchen der stärksten unter den schwachen Rassen, nämlich Kumamoto und Massachusetts mit den Männchen der schwächsten unter den starken Rassen, nämlich Gifu I, eintritt. Hier stehen die resultierenden Weibchen gerade auf der Grenze der Intersexualität. Bei oberflächlicher Untersuchung würde man sie für normal erklären. Aber das Studium der Antennen zeigt, daß einzelne bestimmte Fiedergruppen sich zu verlängern beginnen, wie später weiterhin besprochen werden wird, so das erste Zeichen von Intersexualität gebend. Die Intersexualitätskurve dieser Tiere steht also etwa genau zwischen normal und beginnender Intersexualität. Die Gruppe wurde bisher bei den F₁-Zuchten noch nicht besprochen, weil sie nur auf Umwegen erhalten werden konnte, wie im Kapitel über die Rasse Gifu nachzulesen ist.

Das entsprechende gilt für das rechte Ende der Reihe, wo in den betreffenden Zuchten das Verhältnis der Weibchen, die gerade noch intersexuell sind, und solcher, die schon völlig in Männchen verwandelt sind, schwankt, so die verschiedene Lage des Mittelwerts zeigend. Wenn wir der Einfachheit halber 50% der Individuen solcher Zuchten als genetische Weibchen rechnen, dann haben wir in einigen konkreten Fällen das Verhältnis von noch intersexuellen Minustieren zu schon in Männchen umgewandelten Plustieren folgendermaßen:

$$VB\ 8 \quad - \quad \text{♀ I} : + \text{♂} = 1 : 1,5$$

$$VB\ 14 \quad - \quad \text{♀ I} : + \text{♂} = 1 : 2$$

$$T\ 14 \quad - \quad \text{♀ I} : + \text{♂} = 1 : 2,9$$

$$XB\ 8 \quad - \quad \text{♀ I} : + \text{♂} = 1 : 4$$

$$Dd \quad - \quad \text{♀ I} : + \text{♂} = 1 : 4,8$$

$$VB\ 7 \quad - \quad \text{♀ I} : + \text{♂} = 1 : 5,4$$

$$WB\ 87 \quad - \quad \text{♀ I} : + \text{♂} = 1 : 7,4$$

$$WB\ 34 \quad - \quad \text{♀ I} : + \text{♂} = 1 : 17$$

Dies entspricht natürlich den schematischen Kurven der Figur.

EE. Die Konstanz des Resultats schließt nicht aus, daß kleine Variationen des Mittelwerts der Intersexualität bei mehreren Zuchten derselben Kombination (auch bei Verwendung von Geschwistern) vorkommen.

Als Beispiel diene die Kombination Schneidemühl \times Gifu, bei der die Variationskurve bei den Geschwisterzuchten V A 26, V B 47 und V A 21 \times 31 so standen, wie die folgende Figur 3 zeigt.

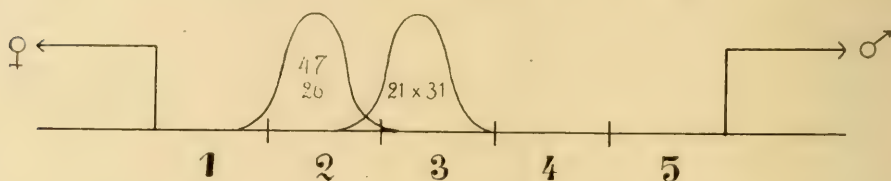


Fig. 3.

Ein analoges Beispiel vom Plusende der Kurve sind die Zuchten Fiume \times Aomori V A 33 und W B 87 oder Stuttgart \times Aomori W B 83 und W B 34, die das folgende Schema illustriert.

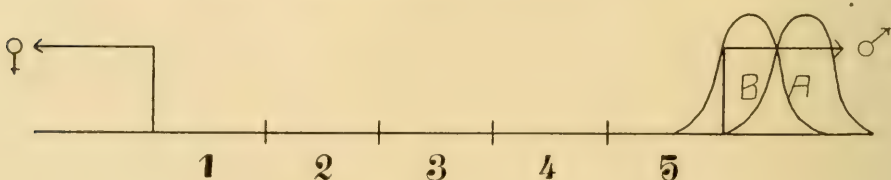


Fig. 4.

FF. Ein und dieselbe Rasse von Weibchen ergibt, wenn mit verschiedenen Rassen von Männchen gekreuzt, typisch verschiedene Resultate in F_1 , die es erlauben, eine Serie der Männchen in bezug auf ihre Intersexualität produzierende „Stärke“ aufzustellen.

Diese fundamental wichtige Tatsache geht ohne weiteres aus dem geschilderten Material hervor. Wir stellen sie im folgenden der Kürze halber in der vorher benutzten graphischen Darstellungsweise zusammen.

1. Weibchen Schneidemühl mit Männchen Gifu I, II, Japonica X, Ogi und Aomori.

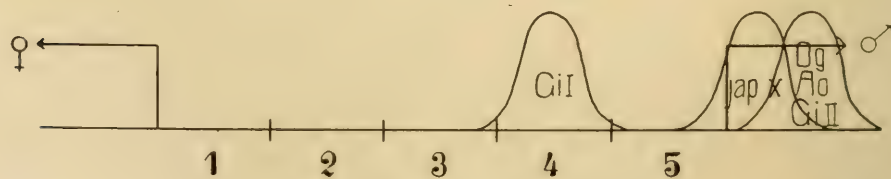


Fig. 5.

2. Weibchen Fiume mit Männchen Gifu I, II, Japonica X, Ogi und Aomori.

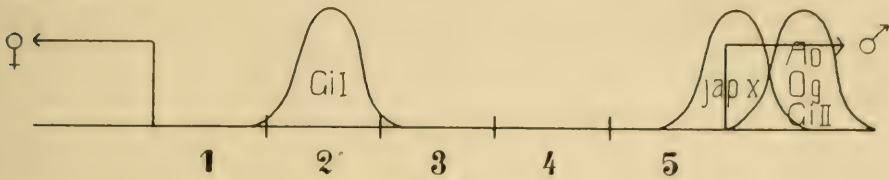


Fig. 6.

3. Weibchen Kumamoto mit Männchen Gifu I, Ogi und Aomori.

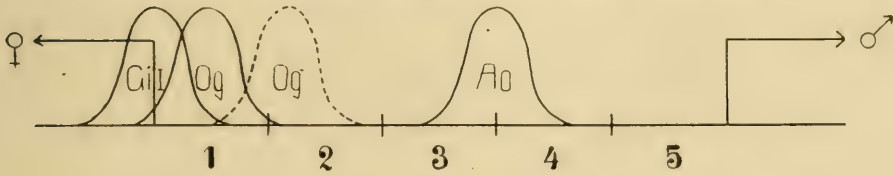


Fig. 7.

Es ist hier zu bemerken, daß die Kreuzung Kumamoto \times Ogi nach allen anderen Resultaten nicht so schwach sein sollte, wie die einzige Kultur zeigt, die aus äußeren Gründen bis jetzt nicht wiederholt werden konnte¹⁾. Tatsächlich steht das einzige F_2 -Individuum, das wir besitzen, an der erwarteten Stelle. (Die punktierte Kurve.) Die vorliegende Zucht ist also wahrscheinlich zufällig eine Minuskultur. Die Kombination Kumamoto \times Gifu I wurde hier zugefügt, obwohl sie nicht als F_1 -Zucht existiert, sondern erst wieder aus den Tripelkreuzungen gewonnen werden konnte, wie später gezeigt wird. Sie steht gerade an der Grenze von Normalität und Intersexualität. Dies ist der wichtige Grenzfall der Kreuzung der stärksten unter den schwachen Weibchen mit den schwächsten unter den starken Männchen, der vorher besprochen wurde.

4. Weibchen Massachusetts mit Männchen Gifu I, Gifu II, Ogi und Aomori.

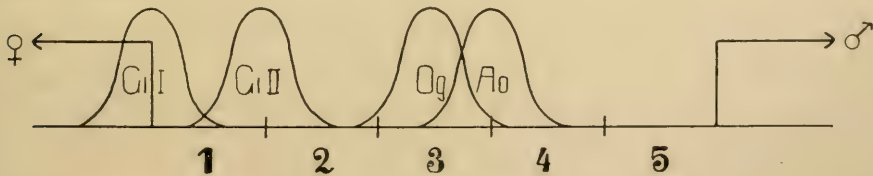


Fig. 8.

¹⁾ In diesem Jahre, 1920, erhalten wir sie endlich wieder.

Hierzu sei hemerkt, daß wir uns erlaubt haben, den Typus Massachusetts \times Gifu I hier einzusetzen (wie bei der vorigen Zucht), obwohl er aus später zu erörternden Gründen nicht in den F_1 -Zuchten erhalten werden kann. Wir werden ihm bei den „Tripelkreuzungen“ begegnen. Auch hier liegt der „Grenzfall“ vor.

5. Hokkaido Weibchen mit Männchen Gifu I, II, Ogi, Aomori.

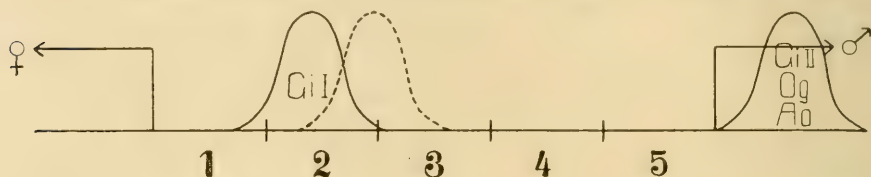


Fig. 9.

Diese Beispiele zeigen, daß, — wenn wir weiterhin noch die nichts vindizierende Bezeichnung „schwach“ und „stark“ benutzen — Gifu I die schwächste der untersuchten „starken“ Rassen ist, dann Gifu II, Japonica X, Ogi und Aomori folgen, letztere sich stets als die stärkste erweisend. Sie zeigen ferner, daß Rassen wie Ogi, Aomori und Gifu II, die in gewissen Fällen alle völlige Geschlechtsumkehr bedingen und daher in ihrer Stärke gleich erscheinen, (mit Schneidemühl, Fiume, Hokkaido), sich in anderen Kombinationen als verschieden erweisen (mit Massachusetts und Kumamoto). Man könnte daraus schließen, daß es auch unter den reinen Männchen — wenigstens den aus Geschlechtsumkehr entstandenen — verschiedene Stufen von mehr oder weniger Männlichkeit gibt.

GG. Ein und dieselbe Rasse von Männchen ergibt, wenn mit verschiedenen Rassen von Weibchen gekreuzt, verschiedene Resultate in F_1 , die es erlauben, eine Serie von Weibchen in bezug auf ihre bei der Produktion von Intersexualität beteiligte „Schwäche“ aufzustellen.

Dieser Satz geht bereits aus den Beispielen des vorigen Abschnitts hervor. Er ist in entsprechender Weise im folgenden illustriert.

1. Männchen Gifu I befruchten Weibchen der Rassen Kumamoto, Massachusetts, Hokkaido, Schneidemühl, Fiume.

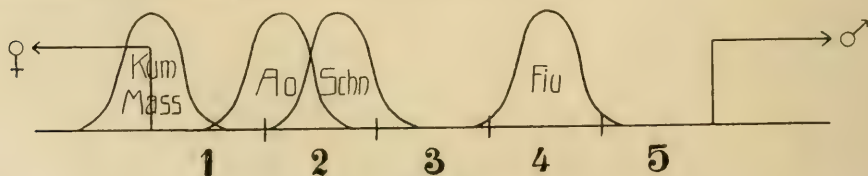


Fig. 10.

2. Männchen Gifu II befruchten Weibchen der Rassen Kumamoto, Massachusetts, Berlin, Fiume.

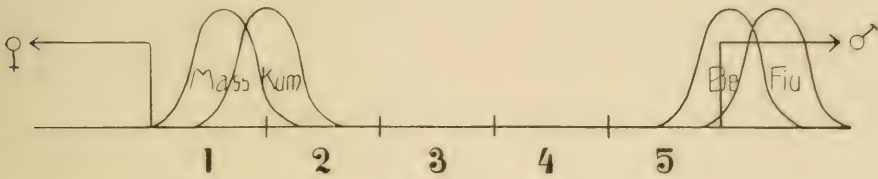


Fig. 11.

Für die Kombination Kumamoto \times Gifu II gilt dabei das oben (FF 4) für Massachusetts \times Gifu I Gesagte.

3. Männchen Japonica X befruchten Weibchen Japonica Br, Schlesien, Schneidemühl, Fiume.

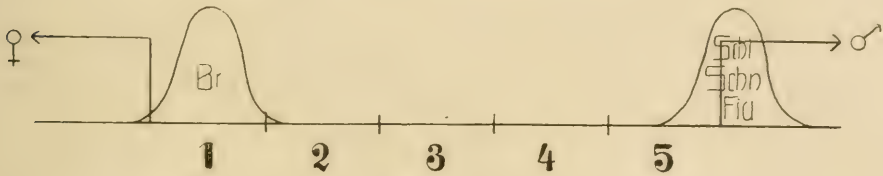


Fig. 12.

4. Männchen Japonica Y befruchten Weibchen Rheinland, Schlesien.

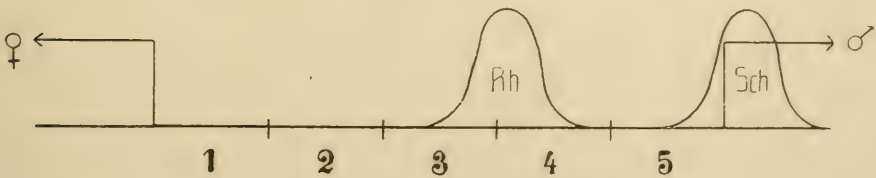


Fig. 13.

5. Männchen Ogi befruchten Weibchen Kumamoto, Massachusetts, Schneidemühl, Fiume, Hokkaido, Stuttgart, Berlin.

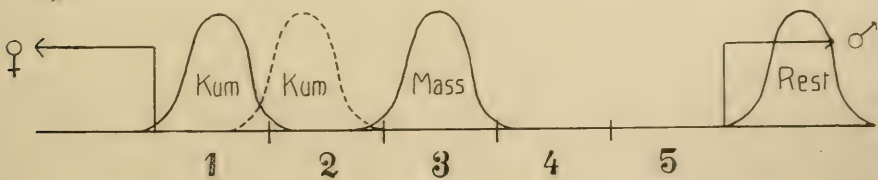


Fig. 14.

6. Männchen Aomori befruchten Weibchen Kumamoto, Massachusetts, Schneidemühl, Fiume, Hokkaido, Stuttgart, Berlin.

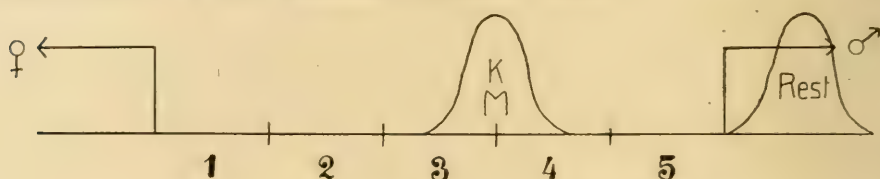


Fig. 15.

Diese Beispiele zeigen also, daß es auch unter den „schwachen“ Weibchen eine Serie verschiedener Schwäche gibt. Am schwächsten ist Fiume, dann folgen Schneidemühl und Hokkaido und am stärksten sind Massachusetts und Kumamoto. Rheinland dürfte zwischen Hokkaido und Massachusetts stehen und die anderen deutschen Rassen bei Schneidemühl.

Es sei im voraus bemerkt, daß alle Resultate der F_2 - usw.-Kreuzungen mit den Aufstellungen dieses wie des vorigen Paragraphen übereinstimmen und daß die Analyse der männlichen Intersexualität uns weitere erstaunliche Beweise bringen wird.

HH. Die so gewonnene Kenntnis der relativen „Stärke“ der Rassen läßt sich an „Intersexualitätsgleichungen“ prüfen, die ein besonders wichtiges Glied in der Ableitung einer Interpretation der Tatsachen bilden.

Leider können wir diesen wichtigen Punkt nicht so erschöpfend illustrieren als wir möchten. Es sind daran die äußeren Verhältnisse Schuld, unter denen die Arbeit ausgeführt wurde, die es mit sich brachten, daß meine Rassen Kumamoto, Japonica Br, X und Y durch einige tausend Meilen Ozean von mir getrennt waren. Die betreffenden Kombinationen nachzuholen, wo es noch möglich ist, wird die wichtigste Ergänzung sein, die wir zu dieser Arbeit liefern müssen.

Betrachten wir einmal die Kombinationen der Rassen Fiume und Kumamoto (also der schwächsten und stärksten der Schwachen) einerseits, mit Gifu I, II, Aomori andererseits (also den schwächsten und stärksten der Starken), so ist das Resultat, graphisch dargestellt, das folgende:

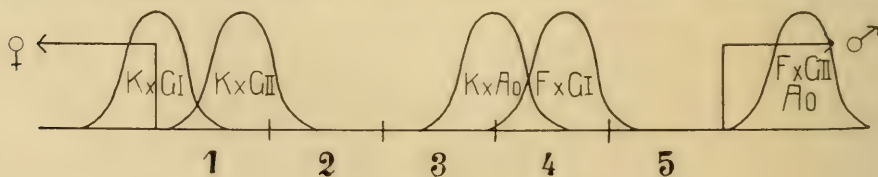


Fig. 16.

Dies zeigt eine Intersexualitätsgleichung: Wenn Kumamoto \times Gifu I = Übergang zur Intersexualität, Kumamoto \times Gifu II = beginnende Intersexualität ergibt, und Kum. \times Aom. mittlere, so muß, wenn Fiume \times Gifu I starke Intersexualität ergibt, Fiume \times Gifu II und Aomori völlige Geschlechtsumwandlung bedingen.

Eine ähnliche Gleichung könnte man mit den Kombinationen Schneidemühl, Massachusetts, Gifu I, Aomori aufstellen, nämlich:

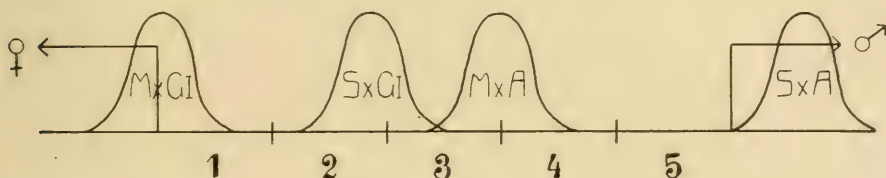


Fig. 17.

Eine andere Form solcher Gleichungen könnte man folgendermaßen aufstellen: Wenn Kumamoto \times Gifu I Intersexualität gerade an der Grenze von Typ a ergibt und Massachusetts \times Gifu I das gleiche Resultat, dann sollten auch Kumamoto und Massachusetts \times Aomori ein identisches Resultat ergeben, nämlich mittlere Intersexualität, was auch der Fall ist. Das gleiche kann aufgestellt werden für Hokkaido und Schneidemühl \times Gifu I, Aomori, Japonica X.

Oder wieder in anderer Form, wenn eine Reihe ansteigender Intersexualität erzielt wird in der Kombination Kumamoto Weibchen mit Gifu I, Gifu II, Aomori Männchen, dann muß eine parallele Reihe zustande kommen bei Massachusetts Weibchen mit den gleichen Männchen, was zutrifft.

Wenn wir nun aus all dem Vorhergehenden den allgemeinsten Schluß ziehen wollen, so lautet er:

JJ. Weibliche Intersexualität kommt zustande, wenn Weibchen einer schwachen Rasse mit Männchen einer starken Rasse gekreuzt werden. Der spezifische Grad der Intersexualität einer gegebenen Kreuzung ist eine Funktion zweier Variablen, nämlich des Grades der „Schwäche“ und des Grades der „Stärke“ der beiden involvierten Rassen.

Diese Schlußfolgerungen sind von größter Wichtigkeit für die Lösung des Problems, denn sie drücken bereits in allgemeiner Form aus, daß an der Produktion der Intersexualität zwei unabhängig variable Komplexe beteiligt sind, die wir zunächst ganz all-

gemein als die Schwäche der Mütter und die Stärke der Väter bezeichnet haben. Und sie besagen ferner, daß das Entscheidende eine quantitative Relation der beiden Variablen ist.

Die nächste Aufgabe ist es nun, zu finden, was die Ausdrücke Stärke und Schwäche bedeuten. Dies ist ein doppeltes Problem, ein genetisches und ein physiologisches. Wir bleiben zunächst bei ersterem, d. h., wir versuchen, festzustellen, in welcher Weise das, was wir Stärke und Schwäche der Rassen nannten, vererbt wird. Erst dann können wir die Beziehung zu dem bekannten Erbmechanismus des Geschlechts herstellen.

II. Genetische Analyse von „Schwäche“ und „Stärke“ in weiteren Generationen.

Das, was wir als Stärke der starken Rassen bezeichnet haben, ist ein Zustand der mendelnden Geschlechtsfaktoren, in denen das männliche Geschlecht homozygot, das weibliche heterozygot ist. Das, was wir als Schwäche der schwachen Rassen bezeichnet haben, ist ein Zustand der Eier, der rein mütterlich, also stets von Mutter auf Ei vererbt wird. Wenn wir das gleiche cytologisch ausdrücken, sagen wir, daß die „Stärke“ dem Verteilungsmodus der X-Chromosomen folgt, $\sigma = xx$, $\varnothing = xy$ und daß die „Schwäche“ entweder protoplasmatisch oder im Y-Chromosom vererbt wird.

Bevor wir diesen Satz beweisen, wollen wir die im folgenden benutzte Nomenklatur einführen, die benötigt ist, um langatmige Erklärungen zu sparen. Wir bezeichnen die Rassen mit ihrer ersten Silbe, also Kum = Kumamoto, Hok = Hokkaido, Schnei = Schneidemühl usw. In jeder Kombination trennen wir Vater und Mutter durch das Zeichen \times . Die Mutter steht stets an erster Stelle, so daß in jeder noch so komplizierten Formel der erste Name die protoplasmatische Beschaffenheit (oder Y-Chromosom) (Mutter, mütterliche Großmutter usw.) angibt. Ist einer der Eltern oder beide selbst ein Bastard, so ist seine Kombination nach dem gleichen Prinzip bezeichnet und von einer Klammer umgeben. Sind Vater und Mutter genetisch identisch, dann werden nicht beide Formeln ausgeschrieben, sondern die Potenzzahlen zugefügt. Es bedeuten also:

Kum \times Hok = F_1 aus Kumamoto \varnothing mit Hokkaido σ
 (Kum \times Hok) 2 = F_2 der gleichen Kombination.

$(\text{Kum} \times \text{Hok}) \times (\text{Hok} \times \text{Kum}) =$ die doppelt reziproke F_2 der ersten Kreuzung.

$[(\text{Kum} \times \text{Hok}) \times (\text{Hok} \times \text{Kum})]^2 = F_3$ aus Inzucht der doppelt reziproken F_2 .

A. Ebenso wie F_1 sind auch alle Rückkreuzungen, F_2 usw. von schwachen Rassen inter se und ebenso starken Rassen inter se normal in bezug auf die Weibchen.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
Y B 7	$(\text{Kum} \times \text{Berl})^2$	30	28 (i)
Y B 8	" "	14	13
Y B 9	" "	34	36
Y B 10	" "	19	20
Y B 55	$(\text{Jap X} \times \text{Aom})^2$	3	2
Y B 56	" "	63	56
Y B 57	$(\text{Jap X} \times \text{Ogi})^2$	20	24
Y B 58	" "	49	35
U b	$(\text{Schles} \times \text{Jap Br}) \times (\text{Jap Br} \times \text{Schles})$	68	62
U c	$(\text{Jap Br} \times \text{Schles}) \times (\text{Schles} \times \text{Jap Br})$	5	8
U d	$(\text{Jap Br} \times \text{Schles})^2$	93	95
X B 61	$(\text{Schnei} \times \text{Jap Br})^2$	35	33
X B 63	$(\text{Schnei} \times \text{Jap Br})^3$	15	47
X B 17	$(\text{Fiu} \times \text{Kum}) \times \text{Kum}$	25	42
X B 18	$\text{Fiu} \times (\text{Fiu} \times \text{Kum})$	17	24
X B 25	$\text{Kum} \times (\text{Kum} \times \text{Fiu})$	38	36
X B 26	$\text{Kum} \times (\text{Fiu} \times \text{Kum})$	38	38
X B 29	$(\text{Kum} \times \text{Fiu}) \times \text{Fiu}$	71	55
X B 33	$(\text{Fiu} \times \text{Kum}) \times \text{Fiu}$	90	64
W A 33	$(\text{Fiu} \times \text{Kum})^2$	1	2
X B 43	$(\text{Fiu} \times \text{Kum})^3$	69	62
X B 39	$(\text{Kum} \times \text{Fiu})^3$	40	43
X B 19	$\text{Fiu} \times (\text{Fiu} \times \text{Stutt})$	77	60
X B 28	$(\text{Fiu} \times \text{Stutt}) \times \text{Fiu}$	49	49
X B 37	$(\text{Stutt} \times \text{Fiu})^2$	42	42
X B 40	$(\text{Fiu} \times \text{Stutt})^2$	90	84
X B 35	$(\text{Fiu} \times \text{Hok}) \times \text{Hok}$	33	7 (i)
X B 36	$(\text{Fiu} \times \text{Hok})^2$	15	6 (i)
W B 82	$(\text{Schnei} \times \text{Hok})^2$	24	21
W A 10	$(\text{Schnei} \times \text{Hok})^2$	1	2
W A 17	$(\text{Hok} \times \text{Schnei})^2$	18	15
W A 18	$(\text{Schnei} \times \text{Hok}) \times (\text{Hok} \times \text{Schnei})$	2	3
W A 19	$(\text{Hok} \times \text{Schnei}) \times (\text{Schnei} \times \text{Hok})$	8	7
W A 24	$(\text{Schnei} \times \text{Kyo})^2$	2	7
W A 25	$(\text{Kyo} \times \text{Schnei})^2$	1	1
W A 27	$(\text{Kyo} \times \text{Schnei}) \times (\text{Schnei} \times \text{Kyo})$	8	13 (i)

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W A 8	(Schnei × Fuk) ²	1	5
W A 10	(Schnei × Fuk) × (Fuk × Schnei)	3	2
W A 11	(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)	5	2
W A 12	(Schnei × Kum) ²	2	1
W A 20	(Schnei × Kum) ²	15	19
W A 21	(Kum × Schnei) ²	4	11
W A 23	(Kum × Schnei) × (Schnei × Kum)	5	8
W A 41	(Hok × Kum) ²	4	12
W A 44	(Ao × Gi) ²	2	6
W A 45	(Gi × Ao) ²	5	18
W A 46	(Ao × Gi) × (Gi × Ao)	1	10
Y B 15	(Berl × Kum) × Berl	84	53
Y B 16	Berl × (Berl × Kum)	77	82
Y B 17	(Berl × Kum) × Kum	18	29
Y B 18	(Kum × Berl) × Berl	20	18
Y B 19	Berl × (Kum × Berl)	60	84
Y B 20	(Kum × Berl) × Kum	16	15
Summa		1529	1517

Die vorstehende Liste enthält natürlich nicht alle denkbaren Kombinationen, aber die meisten, die für die Gesamtinterpretation wichtig sind. Am wichtigsten ist dabei die Kombination der schwächsten schwachen Rasse Fiume mit der stärksten schwachen Kumamoto, von der nahezu alle denkbaren Kombinationen vorliegen, ebenso Berlin mit Kumamoto. Ein i bei den Männchen bedeutet, daß männliche Intersexualität im Spiel ist (s. später).

B. Sämtliche F₂-Zuchten der Kreuzung starke Weibchen × schwache Männchen (also der reziproken der Intersexualität reproduzierenden), ergeben ausschließlich normale Weibchen.

(Schema: (stark × schwach)² und (stark × schwach) × (schwach × stark).

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
T 7	(Jap Y × Schles) ²	108	77 (i)
T 4	(Jap Y × Schles) × (Schles × Jap Y)	96	87 (i)
X B 38	(Ao × Stutt) ²	56	59 (i)
W A 28	(Ao × Schnei) ²	4	18 (i)
W A 30	(Ao × Schnei) × (Schnei × Ao)	2	2 (i)
W A 31	(Ogi × Schnei) ²	5	10 (i)

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W A 32	(Ogi \times Schnei) \times (Schnei \times Ogi)	2	4
W A 38	(Gi I \times Fiu) ²	6	14
W A 39	(Gi I \times Fiu) \times (Fiu \times Gi I)	4	1
W A 52	(Ogi \times Hok) ²	12	7
W A 53	(Ogi \times Hok) \times (Hok \times Ogi)	5	4
X A 21	(Ogi \times Mass) \times (Mass \times Ogi)	4	1
X B 41	(Gi \times Fiu) ²	52	20 (i)
M 14 (5 Zuchten)	(Tok \times Hok) ²	173	96
M 16 (7 Zuchten)	" "	110	25
M 17 (8 Zuchten)	" "	357	98 (i)
M 18 (6 Zuchten)	" "	448	140
M 14 (3 Zuchten)	(Tok \times Hok) \times (Hok \times Tok)	167	74
M 16 (6 Zuchten)	" " " "	126	45
M 17 (11 Zuchten)	" " " "	572	256 (i)
M 18 (2 Zuchten)	" " " "	41	15
Y B 11	(Gi II \times Berl) ²	42	57 (i)
Y B 12	(Ogi \times Berl) ²	37	39 (i)
Y B 13	" "	10	9 (i)
Y B 53	(Ogi \times Fiu) ²	11	5
Y B 54	" "	35	20 (i)
Summa		2485	1183

NB. Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß dieses überaus wichtige Resultat in unserer ersten Veröffentlichung (1912) falsch dargestellt ist. Wir gaben dort ebenfalls Intersexualität für diese Kreuzungen an, weil wir normale Weibchen mit etwas Pigment auf den Flügeln für intersexuell hielten. Das Auftreten intersexueller Männchen wie der auffallende Weibchenüberschuß wird erst bei der männlichen Intersexualität besprochen.

-C. In F_3 usw.-Zuchten aus solchen F_2 , deren ursprüngliche Bastardmutter der starken Rasse angehörte, bleiben die Weibchen normal und weibliche Intersexualität ist dauernd ausgeschlossen. [Schema (stark \times schwach)ⁿ.]

Aus der oben aufgeführten Kreuzung T 7 (Jap Y \times Schles.)² wurde jährlich eine neue Inzuchtgeneration gezogen in mehreren Einzelzuchten, in denen nie ein intersexuelles Weibchen auftrat. In der folgenden Tabelle haben wir die Einzelzuchten jeder Generation addiert; die Zahl der Einzelzuchten garantiert, daß unbewußte Selektion ausgeschlossen ist. Das gleiche gilt für die M-Kreuzungen der Tokyo- und Hokkaidorasse.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
F ₂	T 7 (Jap. × Schles) ²	108	77 (i)
F ₃	U ₁ , U ₂ , U ₃ , U ₄ , U ₆ (Jap Y × Schles) ³ .	54	33 (i)
F ₄	V B 11 (Jap Y × Schles) ⁴	19	38
F ₅	WB 43, 44, 45, 47 (Jap Y × Schles) ⁵ .	126	98 (i)
F ₆	XB 46, 47, 48, 49, 50, 51, 53 (Jap Y × Schles) ⁶	170	124 (i)
F ₇	YB 38—42 (Jap Y × Schles) ⁷	167	97 (i)
F ₈	ZB 14, 15, 17 (Jap Y × Schles) ⁸	180	127 (i)
F ₃	M (Tok × Hok) ³	785	491
F ₄	M (Tok × Hok) ⁴	224	94
F ₅	M (Tok × Hok) ⁵	61	39
F ₆	M (Tok × Hok) ⁶	12	16
Summa		1906	1234

D. In allen Rückkreuzungen mit F₁-Bastarden zwischen starken Müttern und schwachen Vätern erscheinen nur normale Weibchen, wenn dieser Bastard als Mutter verwendet wird, also wenn, wie in den vorgehenden F_n die mütterliche Linie (erstes Wort der Formel!) der starken Rasse angehört. [Schema (stark × schwach) × stark und (stark × schwach × schwach.)]

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
X B 15	(Ao × Stutt) × Ao	68	86
X B 14	(Ao × Stutt) × Stutt	63	39
X B 32	(Gi II × Fiu) × Fiu	53	—
W A 71	(Gi × Fiu) × Gi	1	2
W B 16	(Gi × Kum) × Gi	38	41
M 14—18	(Tok × Hok) × Hok	362	27
M 14—18	(Tok × Hok) × Tok	130	62
Y B 22	(Gi II × Berl) × Berl	25	42 (i)
Y B 26	(Ogi × Berl) × Berl	29	44 (i)
Y B 28	(Ogi × Berl) × Ogi	45	48
Summa		814	391

Diese Kombinationen müssen in den nächsten Jahren mehr vervollständigt werden. Das Fehlen von Männchen in X B 32 wird später erklärt, ebenso wie die Einzelheiten der fast nur Weibchen enthaltenden Hokkaido-Rückkreuzung.

E. Wenn der Bastard stark ♀ × schwach ♂ als Vater einer Rückkreuzung dient, sind die resultierenden Weibchen normal, falls die Mutter der starken Rasse angehört. [Schema: stark × (stark × schwach).]

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
X B 21	Ao × (Ao × Schnei)	43	31
W B 23	Gi × (Gi × Kum)	1	3
M 16	Tok × (Tok × Hok)	70	56
Y B 29	Ogi × (Ogi × Berl)	34	49
	Summa	148	139

Auch diese Gruppe soll ergänzt werden.

F. Wenn Nachkommenschaft von noch fruchtbaren intersexuellen Weibchen der Kreuzung schwach ♀ × stark ♂ erhalten werden kann, spalten in F₂ die Weibchen in 1/2 normale, 1/2 intersexuelle. [Schema: (schwach × stark)².] Die intersexuellen Weibchen sind von gleichem Typus wie die F₁-Weibchen.

U k (Jap Br × jap Y) ²	52 ♀	58 ♀ I	120 ♂
W B 89 (Kum × Gif) ²	2 ♀	2 ♀ I	8 ♂
1911,4 (dispar × jap) ²	31 ♀	24 ♀ I	41 ♂
	Sa. 85 ♀	84 ♀ I	169 ♂

Diese wichtigen Zuchten sind besonders schwierig zu erhalten, da nur in wenigen Kombinationen fruchtbare intersexuelle Weibchen auftreten. Die zahlreichen Zuchten dieser Art, die 1915 angesetzt waren, wurden 1916 völlig von der Flacherie vernichtet und ihre Wiederholung in großer Zahl fiel 1918 dem Krieg zum Opfer. Neues Material ist in Vorbereitung. Wir werden später bei Besprechung der vermeintlichen Inzuchtsintersexualität noch eine Reihe von Zuchten kennen lernen, die hierher gehören. Diese Zuchten werden weiterhin zeigen, daß 1) in F₃ usw. sich die Nachkommenschaft von normalen und intersexuellen Weibchen völlig gleich verhält. 2) F₃ usw. entweder aus lauter intersexuellen Weibchen bestehen kann oder nur 1/2 ♀ I und 1/2 ♀. 3) von F₄ ab auch Zuchten mit nur normalen Weibchen erscheinen können.

In sämtlichen beobachteten Fällen war der Intersexualitätstypus späterer Generationen der gleiche wie in F₁.

Die später zu besprechenden Tripel-usw.-Kreuzungen gehören ebenfalls hierher und ergänzen und bestätigen ebenfalls obiges Resultat.

G. Intersexuelle Weibchen von F_1 verhalten sich der starken väterlichen Rasse gegenüber wie normale Weibchen, d. h. die Nachkommenschaft enthält nur intersexuelle Weibchen vom gleichen Typus. [Schema: (schwach \times stark) \times stark.]

Nur eine fast ausgestorbene Zucht genau dieser Art liegt bis jetzt vor, weitere sind aber in Vorbereitung.

W A 76 (Kum \times Ogi) \times Ogi 1 ♀ I 3 ♂

Sie wird aber völlig bestätigt durch die folgende Kreuzung, bei der das zur Rückkreuzung verwandte Männchen einer anderen starken Rasse angehört. (Die Erklärung der Zucht folgt bei Inzuchtsintersexualität.)

T 29 (inters. ♀ Jap \times Br) \times Jap X 20 ♀ I 11 ♂
(1 ♀ ist wohl normal)

NB. Für diese Gruppe findet sich in unserer Arbeit 1912 die gleiche verdächtige Angabe wie für Gruppe B₁ (nämlich Weibchen halb normal, halb intersexuell). Es dürfte das gleiche, mehrmals erwähnte Mißverständnis vorliegen; wir haben erst seitdem gelernt, die ersten beginnenden Stufen von Intersexualität zu unterscheiden.

H. Intersexuelle Weibchen von F_1 verhalten sich in der Rückkreuzung mit der schwachen Elternrasse wie normale Weibchen, d. h. sie geben normale Nachkommenschaft. [Schema: (schwach \times stark) \times schwach.]

Auch diese Kombinationen gehören größtenteils zu den Opfern der Epidemie von 1916. Es liegen nur vor:

1911,5 alle Weibchen normal (Zahlenangaben fehlen, aber diese Zuchten waren alle beträchtlich groß.)

W B 26 (Kum \times Gi) \times Kum 4 ♀ 9 ♂

Diese Zuchten werden aber, wie in der vorigen Gruppe, ergänzt durch Rückkreuzungen der intersexuellen Japonica Br-Weibchen mit schwachen Männchen Schlesien (s. wieder das Kapitel über Inzuchtsintersexualität).

T 18 (Inters. Weibch. Japonica Br) \times Schles. 38 ♀ 41 ♂

Auch diese Gruppe hoffen wir zu ergänzen.

I. F_1 -Männchen, welche Brüder der intersexuellen Weibchen sind, erzeugen, wenn mit Weibchen der starken Elternrasse rückgekreuzt, ausschließlich normale Nachkommenschaft. [Schema: stark \times (schwach \times stark).]

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
T 11	Jap Y \times (Schles \times Jap Y)	33	28
W B 3	Ao \times (Schnei \times Ao)	19	26
W B 4	Ao \times (Schnei \times Ao)	54	46
W A 63	Ao \times (Schnei \times Ao)	4	5
Y B 31	Ao \times (Berl \times Ao)	68	35 ¹⁾
W B 9	Ao \times (Hok \times Ao)	46	11 ¹⁾
W B 11	Ao \times (Hok \times Ao)	26	39
M 16, 17	Tok \times (Hok \times Tok)	258	223
W B 68	Ao \times (Fiu \times Ao)	5	1 ¹⁾
X B 31	Ao \times (Fiu \times Ao)	55	41
Y B 25	Ogi \times (Berl \times Ogi)	65	75
W B 10	Ogi \times (Hok \times Ogi)	12	19
W B 18	Ogi \times (Hok \times Ogi)	42	48
Y B 62	Ogi \times (Fiu \times Ogi)	35	37
W A 67	Gif \times (Schnei \times Gif)	12	18
W B 74	Jap X \times (Fiu \times Jap X)	29	22
W B 75	Jap X \times (Fiu \times Jap X)	29	17 ¹⁾
Sa.		792	691

Wenn wir die mit einer ¹⁾ bezeichneten Kulturen auslassen, deren großer Weibchenüberschuß uns später beschäftigen wird, haben wir hier insgesamt 611 Weibchen : 600 Männchen, also nahezu ein Verhältnis von 1 : 1.

K. F₁-Männchen, welche Brüder der intersexuellen Weibchen sind, erzeugen, wenn mit Weibchen der schwachen Elternrasse rückgekreuzt, 50% normale und 50% intersexuelle Weibchen. [Schema: schwach \times (schwach \times stark).]

Aus äußeren Gründen besitzen wir bis jetzt diese Zuchten nur von den höchsten Intersexualitätsstufen, die allerdings besonders beweisend sind. Wir werden später aber bei den Tripelkreuzungen die gleichen Befunde auf Umwegen für die niederen Stufen erhalten und ergänzendes Material für sie ist jetzt wieder in Vorbereitung. Für das Verständnis des Resultats ist eine Vorbemerkung nötig. Die starken Rassen, die in den folgenden Kreuzungen involviert sind, sind solche, die mit den betreffenden schwachen Müttern F₁-Weibchen mit völliger Geschlechtsumkehr erzeugen, also 100% Männchen, oder solche, die einen gewissen Bruchteil „Männchenweibchen“ (σ^+) und einen Überschuß an Männchen bedingen, von denen ein Teil ebenfalls genetisch Weibchen sind. Wenn nun bei der letzteren Rückkreuzung die obengenannte

¹⁾ Diese Zucht wird später nochmals besprochen.

Spaltung eintritt, dann muß in den Männchenweibchen produzierenden Kombinationen das Resultat sein: (σ_+ = Männchenweibchen)

$$\underbrace{1/4 \text{ Weibchen, } 1/4 \sigma_+ + \sigma}_{\text{genetisch Weibchen}} \quad \underbrace{2/4 \sigma}_{\text{genetisch Männchen}} = 3 \sigma + \sigma_+ : 1 \varphi$$

Es muß ferner das Zahlenverhältnis der Männchenweibchen zu den Männchen im Vergleich mit F_1 , zu ungunsten der ersteren verschoben sein, wie das folgende Schema ohne weiteres zeigt:

$$\begin{array}{l} F_1 \quad \underbrace{n \sigma_+ + 50 - n \sigma}_{50\% \text{ genetisch Weibchen}} \quad \underbrace{50 \sigma}_{50\% \text{ genetisch Männchen}} \\ F_2 \quad \underbrace{25 \varphi + (p \sigma_+ + 25 - p \sigma)}_{\substack{1/4 = 25 \varphi \quad 1/4 = 25 \varphi I \\ 50\% \text{ genetisch } \varphi}} \quad \underbrace{50 \sigma}_{\substack{1/2 = 50 \sigma \\ 50\% \text{ genetisch } \sigma}} \end{array}$$

Handelt es sich aber bei der Rückkreuzung um eine starke Rasse, die völlige Geschlechtsumkehr der genetischen Weibchen bedingt, so muß das Resultat der Spaltung sein:

$$\underbrace{25\% \varphi : 25\% \sigma}_{50\% \text{ genetisch } \varphi} \quad \underbrace{50\% \sigma}_{50\% \text{ genetisch } \sigma} = 3 \sigma : 1 \varphi$$

Die folgende Tabelle gibt nun die Zuchtergebnisse dieser Kombinationen:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	σ_+	Männchen
T 1	Schles \times (Schles \times Jap X) . . .	19	9	14
T 2	Schles \times (Schles \times Jap X) . . .	49	10	93
T 16	Schles \times (heteroz. Jap. Br) . . .	43	27	102 ¹⁾
W B 79	Fiu \times (Fiu \times Jap X) . . .	21	7	39
W B 98	Schnei \times (Schnei \times Jap X) . . .	21	7	46
W B 78	Schnei \times (Schnei \times Jap X) . . .	18	—	39
W B 6	Schnei \times (Schnei \times Ao) . . .	9	—	19
W B 13	Schnei \times (Schnei \times Ao) . . .	12	—	31
W A 62	Schnei \times (Schnei \times Ao) . . .	1	—	8
W B 7	Schnei \times (Schnei \times Ogi) . . .	12	—	31
W A 64	Schnei \times (Schnei \times Ogi) . . .	2	—	7
W A 18	Hok \times (Hok \times Ao) . . .	14	—	27
W B 25	Hok \times (Hok \times Ogi) . . .	9	—	14
M 16	Hok \times (Hok \times Tok) . . .	37	—	90
M 17	Hok \times (Hok \times Tok) . . .	71	—	180
M 18	Hok \times (Hok \times Tok) . . .	32	—	58
Sa.		370	60	798

¹⁾ Diese Zucht wird später noch näher erörtert.

Das Verhältnis von Männchen + Männchenweibchen zu Weibchen in diesen Zuchten ist somit $858 : 370 = 2,32 : 1$. Die Erklärung für die Abweichung von $3 : 1$ wird später gegeben. Bei den direkt damit zu vergleichenden Rückkreuzungen Gruppe I war das Verhältnis $511 \text{ ♀} : 488 \text{ ♂} = 1,05 \text{ ♀} : 1 \text{ ♂}$.

Was den Prozentsatz der Männchenweibchen zu allen Männchen in den Japonica X-Kreuzungen betrifft, so zeigt die Tabelle:

$$\{F_1 \text{ ♂} : \text{♂}^+ = 337 : 71 = 4,7 : 1 \text{ (Schles} \times \text{Jap X)}$$

$$\{F_2 \text{ ♂} : \text{♂}^+ = 107 : 19 = 5,7 : 1 \text{ [Schles} \times \text{(Schles} \times \text{Jap X)]}$$

$$\{F_1 \text{ ♂} : \text{♂}^+ = 49 : 5 = 9,8 : 1 \text{ (Schnei} \times \text{Jap X)}$$

$$\{F_2 \text{ ♂} : \text{♂}^+ = 85 : 7 = 12,1 : 1 \text{ [Schnei} \times \text{(Schnei} \times \text{Jap X)]}$$

$$\{F_1 \text{ ♂} : \text{♂}^+ = 261 : 108 = 2,4 : 1 \text{ (Fiu} \times \text{Jap X)}$$

$$\{F_2 \text{ ♂} : \text{♂}^+ = 39 : 7 = 5,6 : 1 \text{ [Fiu} \times \text{(Fiu} \times \text{Jap X)]}$$

$$\text{Mittelwert } F_1 = 5,6 : 1$$

$$\text{Mittelwert } F_2 = 7,8 : 1$$

L. F₁-Männchen der reziproken, normale Weibchen produzierenden Kreuzung stark \times schwach, wenn rückgekreuzt mit Weibchen der schwachen Elternrasse, produzieren ebenfalls die Spaltung in $\frac{1}{2}$ normale : $\frac{1}{2}$ intersexuelle Weibchen. [Schema: schwach \times (stark \times schwach).]

Nur wenige Zuchten dieser Art liegen bis jetzt vor, die aber wieder durch die Tripelkreuzungen ergänzt werden.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	♂^+	Männchen
W B 21	Schnei \times (Ogi \times Schnei)	16		38
X B 16	Fiu \times (Gif I \times Fiu)	24	6	60
Y B 27	Berl \times (Ogi \times Berl)	29		63
M 14	Hok \times (Tok \times Hok)	15		19
M 16	Hok \times (Tok \times Hok)	48		74
M 17	Hok \times (Tok \times Hok)	105		176
M 18	Hok \times (Tok \times Hok)	38		79

$$\text{♂} + \text{♂}^+ : \text{♀} = 514 : 275 = 1,9 : 1 \text{ s. später.}$$

M. Die mitgeteilten Tatsachen zeigen ohne weiteres die Richtigkeit des Eingangs aufgestellten Satzes, nämlich, daß das, was wir Schwäche nannten, ein physiologischer Zustand ist, der mütterlich, also von Mutter zu Ei, vererbt wird, und daß das, was wir Stärke nannten, ein

physiologischer Zustand der Geschlechtsfaktoren ist, und deren Verteilungsmodus oder, was das gleiche ist, dem Verteilungsmodus der Geschlechtschromosomen folgt. Wenn wir mütterliche Vererbung zunächst mit protoplasmatischer identifizieren (s. später), so lautet der Schluß, daß intersexuelle Weibchen dann entstehen, wenn schwaches Protoplasma mit einem (das Weibchen ist heterozygot!) starken Geschlechtsfaktor kombiniert ist. Jede andere Kombination ist normal. Im folgenden stellen wir die Kombinationen nochmals so zusammen, daß diese Sätze auf einen Blick klar werden. Wir weisen nochmals darauf hin, daß 1. bei unserer Schreibweise das Protoplasma der Kombination stets an erster Stelle steht, 2. der Geschlechtsfaktor (oder das Geschlechtschromosom) eines resultierenden Weibchens von dem Vater stammt und ihre Beschaffenheit daher durch das oder die Worte rechts vom \times -Zeichen zwischen den Klammern gegeben ist.

Kombination	Resultat ♀	Plasma	Geschlechtsfaktor		
			d. Mutter (X)	d. Vaters (XX)	d. Bastard ♀ (X)
stark \times stark	normal	stark	stark	stark stark	stark
(stark \times stark) ⁿ	normal	stark	stark	stark } stark }	stark
stark \times schwach	normal	stark	stark	schwach schwach	schwach
(stark \times schwach) ²	normal	stark	schwach	schwach } stark }	$\frac{1}{2}$ schwach $\frac{1}{2}$ stark
(stark \times schwach) \times (schwach \times stark)	normal	stark	schwach	stark } schwach }	$\frac{1}{2}$ schwach $\frac{1}{2}$ stark
(stark \times schwach) ³	normal	stark	schwach oder stark	stark } schwach oder schwach } schwach }	$\frac{1}{2}$ stark $\frac{1}{2}$ schwach oder schwach
(stark \times schwach) ⁴ usw.	normal	stark	schwach oder stark	schwach } schwach } oder stark } schwach } oder stark stark	schwach oder stark oder $\frac{1}{2}$ stark $\frac{1}{2}$ schwach

Kombination	Resultat ♀	Plasma	Geschlechtsfaktor		
			d. Mutter (X)	d. Vaters (XX)	d. Bastard ♀ X
(stark × schwach) × stark	normal	stark	schwach	stark } stark }	stark
(stark × schwach) × schwach . . .	normal	stark	schwach	schwach } schwach }	schwach
stark × (stark × schwach)	normal	stark	stark	stark } schwach }	$\frac{1}{2}$ stark $\frac{1}{2}$ schwach
stark × (schwach × stark)	normal	stark	stark	schwach } stark }	$\frac{1}{2}$ schwach $\frac{1}{2}$ stark
schwach × schwach	normal	schwach	schwach	schwach } schwach }	schwach
(schwach × schwach) ⁿ	normal	schwach	schwach	schwach } schwach }	schwach
schwach × stark	alle inters.	schwach	schwach	stark } stark }	stark
(schwach × stark) ²	$\frac{1}{2}$ normal $\frac{1}{2}$ inters.	schwach	stark	schwach } stark }	$\frac{1}{2}$ schwach $\frac{1}{2}$ stark
(schwach × stark) × stark	alle inters.	schwach	stark	stark } stark }	stark
(schwach × stark) × schwach . . .	normal	schwach	stark	schwach } schwach }	schwach
schwach × (stark × schwach) . . .	$\frac{1}{2}$ normal $\frac{1}{2}$ inters.	schwach	schwach	schwach } stark }	$\frac{1}{2}$ schwach $\frac{1}{2}$ stark
schwach × (schwach × stark) . . .	$\frac{1}{2}$ normal $\frac{1}{2}$ inters.	schwach	schwach	schwach } stark }	$\frac{1}{2}$ schwach $\frac{1}{2}$ stark

Dies ergibt also mit absoluter Sicherheit das Gesetz für weibliche Intersexualität: Jede Kombination von „schwachem“ Plasma (oder Y-Chromosom?) mit einem „starken“ Geschlechtsfaktor ergibt intersexuelle Weibchen (inkl. der letzten Stufe, Geschlechtsumkehr), jede andere Kombination normale Weibchen.

1. Nachtrag bei der Korrektur.

Erst während der Korrektur dieser Arbeit erfahre ich, daß während der Jahre meiner Abwesenheit von Europa in einer schwer zugänglichen Zeitschrift eine Reihe von Mitteilungen von Standfuss und Schweitzer erschienen sind, die sich mit dem

gleichen Gegenstand befassen¹⁾. Die betreffenden Studien bilden, soweit sie gehen, eine glänzende Bestätigung unserer Ergebnisse und Folgerungen, zum Teil auch eine wertvolle Ergänzung. Die Autoren schließen sich denn auch vollständig unseren Folgerungen an und Schweitzer arbeitet im einzelnen ausschließlich mit unseren (früheren) Formeln. Die Autoren arbeiteten nur mit einer japanischen Rasse, die von Yokohama stammte. Wie zu erwarten, ist sie identisch mit unserer Tokyorasse und die erzielten Resultate sind daher in jeder Einzelheit die gleichen wie bei den hier beschriebenen Tokyokreuzungen. Es sei daraus erwähnt:

1. F_1 dispar ♀ \times Yokohama ♂ gibt wie bei uns nur Männchen und zwar haben die Autoren mit ihren Amateurhilfskräften aus dieser Kombination über 12000 Männchen erzogen.
2. Wie bei uns kommt zu diesen Männchen eine geringe Zahl von „Extraweibchen“. Bei Schweitzer waren es 3 unter 1000, was unserem Resultat ähnelt, bei Standfuss aber nur 2 unter 10000. Da nur die Schweitzerischen Zuchten genauer kontrolliert waren, dürfte sein Befund der typische sein.
3. Rückkreuzungen und $F_2 - F_n$ gaben wie bei uns in der starken Linie nur normale Weibchen.
4. Die Rückkreuzung schwach \times (schwach \times stark) und schwach \times (stark \times schwach) gaben wie bei uns ein sich 3 : 1 näherndes Verhältnis von Männchen zu Weibchen.
5. Unter zahlreichen Zuchten der gleichen Kombination dispar \times Yokohama fanden sich neben den typischen Nur-Männchenzuchten auch einige wenige, in denen ein paar „Männchenweibchen“ auftraten. (Von den Autoren irrtümlicherweise als gynandromorphe Männchen bezeichnet, ein sehr naheliegender Fehler: Abbildung und Beschreibung zeigt aber den wahren Charakter.) Es handelt sich um folgende Zahlen: ♂ : ♂₊ = 221 : 19, 158 : 13, 197 : 7, 189 : 2. Es liegt also hier der gleiche „Minusfall“ vor, wie wir ihn fanden und oben erklärten.
8. Standfuss berichtet erfreulicherweise über einen in über 100 Zuchten der gleichen Art aufgetretenen Fall, nämlich das Erscheinen von 10 besondersartigen Tieren neben ♂ und ♂₊. Er beschreibt sie als einen besonderen Typ gynandromorpher ♂. Die genaue Schilderung einschließlich des Verhaltens der Puppenhülle und der Instinkte sowie die Abbildungen zeigen, daß es sich um sehr stark intersexuelle Weibchen handelt. Hier liegt nun ein hübscher Übergangsfall vor, der uns noch fehlte, aber unter zahlreichen Einzelfällen vorkommen sollte. Zwischen den in den obigen Textfiguren gegebenen Kurven für starke Intersexualität und höchstgradige könnte eine solche stehen, die mit der Minusseite noch beträchtlich nach „stark“ hereinreicht.

¹⁾ Schweitzer, A. Über Kreuzungen zwischen *Lymantria dispar* L. und *Lymantria dispar* var. *japonica* Motsch. Mitt. d. Entomologia, Zürich und Umgebung 1, 1915.

Schweitzer, A. Weiteres über Kreuzungen zwischen *Lymantria dispar* und *Lymantria dispar* var. *japonica*. Ibid. 2, 1916.

Schweitzer, A. Über Kreuzungen zwischen *Lymantria dispar* L. und *Lymantria dispar* var. *japonica* Motsch. Ibid. 4, 1918.

Standfuss, M. Beiträge zu der vorstehenden Arbeit usw. Ibid. 1, 1915.

Es wäre das also ein extremer Minusfall für Zuchten, die ♂ und ♂₊ ergeben (oder ein extremer Plusfall für solche, die starke Intersexualität liefern). Dieser Fall ist nun hier verwirklicht und gibt somit einen neuen glänzenden Beweis unserer Gesamtinterpretation.

III. Die Richtigkeit der Gesamtheit der vorher abgeleiteten Sätze wird, außer durch die Tatsachen der männlichen Intersexualität, durch eine Reihe wichtiger Proben bewiesen, die wir nun geben.

A. Da normale und intersexuelle Weibchen, wenn sie Geschwister sind, das gleiche „schwache“ Protoplasma (oder Y-Chromosom?) besitzen, so müssen sie mit ein und demselben Männchen oder mit Männchen homozygoter Rasse das gleiche Kreuzungsergebnis liefern, nämlich normale Töchter mit einem „schwachen“ Männchen, intersexuelle Töchter (vom mütterlichen Intersexualitätstyp) mit einem „starken“ Männchen.

a) mit starken Männchen:

T 19 normales	♀	von Br 2 1912 × Japonica	X ♂	47 ♂	35 ♀ I
T 23 intersexuelles	♀	von Br 2 1912 × Japonica	X ♂	11 ♂	20 ♀ I

(1 Minusweibchen wohl normal)

Die beiden Geschwister-Weibchen waren von ein und demselben „starken“ Männchen befruchtet worden. Die Intersexualität dieser Weibchen ist schon früher besprochen und ist wie bei der Mutter vom 1. Grad.

b) mit schwachen Männchen:

T 17 normales	♀	von Br 2 1912 × Schlesien	♂	55 ♂	60 ♀
T 18 intersexuelles	♀	von Br 2 1912 × Schlesien	♂	41 ♂	38 ♀

Beide Weibchen sind von ein und demselben Männchen befruchtet. Alle 4 Weibchen dieser Serie waren Geschwister.

B. In gleicher Weise müssen normale wie intersexuelle Weibchen, die Geschwister sind, mit einem stark-schwach heterozygoten Männchen normale und intersexuelle Weibchen liefern.

T 21 normales	♀	von Br 2 1912 × heterozyg.	♂ Japonica Br
		4 ♂	3 ♀ I 2 ♀
T 22 intersexuelles	♀	von Br 2 1912 × heterozyg.	♂ Japonica Br
		39 ♂	62 ♀ I 15 ♀

Das gleiche Männchen hatte beide Weibchen befruchtet, und die Weibchen waren Schwestern derer der vorigen Serie. Das gleiche

Prinzip wird fernerhin durch den später zu besprechenden Stammbaum der Rasse japonica Br erläutert.

C. Die höchste Stufe der Intersexualität, ein durch völlige Geschlechtsumkehr in ein Männchen verwandeltes Weibchen, muß als genetisches Weibchen heterozygot sein, also nur einen starken Geschlechtstfaktor besitzen (ein X-Chromosom). Ein solches Pseudomännchen müßte, wenn zur Fortpflanzung gebracht, die folgenden merkwürdigen Geschlechtsresultate erzielen:

1. starkes Weibchen \times Pseudomännchen.

Da das Plasma „stark“ ist, kommt Intersexualität nicht in Betracht, obwohl alle involvierten Geschlechtstfaktoren stark sind.

Das Weibchen bildet — wenn wir die handlichste Ausdrucksweise, die der X-Chromosomen benutzen — zwei Sorten von Gameten, nämlich X und Y: das genetisch ebenso beschaffene Pseudomännchen ebenfalls. Die Kombinationen sind also: XX, XY, XY, YY. Die Erwartung ist somit entweder 3 ♀ : 1 ♂, nämlich wenn die Kombination YY lebensfähig ist; oder 2 ♀ : 1 ♂, wenn dies nicht zutrifft.

2. schwaches Weibchen \times Pseudomännchen.

Das Plasma ist stets „schwach“. Es kann sich kombinieren mit

- | | |
|--------------|---------|
| 1. X schwach | X stark |
| 2. X schwach | Y |
| 3. X stark | Y |
| 4. Y | Y |

Nr. 1 sind Männchen, 2. sind Weibchen, 3. sind wieder Pseudomännchen und 4. Weibchen oder nicht lebensfähig. Die Erwartung ist also entweder $\frac{1}{2}$ Weibchen : $\frac{1}{2}$ Männchen (mit YY) oder 2 Männchen : 1 Weibchen (ohne YY).

Wir können natürlich nur dann völlig sicher sein, daß eine dieser Kreuzungen vorliegt, wenn es gelingt, ein „Weibchenmännchen“ zur Befruchtung zu bringen. Trotzdem dies nun seit 1912 fast jährlich versucht wird, ist es nur ein einziges Mal gelungen. Und diese Zucht, dem Typus starkes ♀ \times Pseudomännchen angehörend, gibt in der Tat das erwartete Resultat, nämlich:

WB 75 Japonica X ♀ \times Weibchenmännchen (Fiu \times Jap, X) 29 ♀ 17 ♂

Wir weisen auf die früheren Bemerkungen über die Bedeutung eines großen Weibchenüberschusses hin und vergleichen diese Zucht mit den sonst analogen Zuchten, die S. 39 verzeichnet sind und ein Geschlechtsverhältnis von 1 ♀ : 1,0 ♂ ergeben.

Da sich nun nun unter den reinen Männchenkulturen ein großer Prozentsatz Pseudomännchen finden muß, sollte gelegentlich auch ein solches zur Fortpflanzung kommen. Es wurde in der Tat versucht, dies dadurch zu erzielen, daß die letzten Männchen solcher Kulturen benutzt wurden, da die Wahrscheinlichkeit eine größere ist, daß sie genetische Weibchen darstellen. Meist erwiesen sich aber gerade diese Männchen als fortpflanzungsunfähig. Systematische Kombinationen mit vielen frühen und späten Männchen, die 1915 ausgeführt wurden, wurden leider von der Infektion 1916 ausgerottet. Die Wiederholung 1917 fiel aber der Kriegshysterie zum Opfer. Man sollte aber auch ohnedies annehmen, daß bei einer gewissen Anzahl von Rückkreuzungen mit Männchen aus solchen Männchenkulturen gelegentlich ein Pseudomännchen verwandt wird. Unter den Rückkreuzungen mit starken Weibchen, die S. 39 aufgezählt sind, finden sich denn auch zwei mit einem sicher nicht bedeutungslosen Weibchenüberschuß, nämlich:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W B 9	Ao \times (Hok \times Ao)	46	11
W A 68	Ao \times (Fiu \times Ao)	5	1

Ob sie in diese Gruppe gehören, muß unentschieden bleiben. Für die zweite Kombination ist es wahrscheinlich, die erste hat aber vielleicht eine andere Bedeutung, wie wir bei Besprechung der männlichen Intersexualität sehen werden.

Deutlicher tritt das erwartete Resultat in den Hokkaido-Tokyo-Kreuzungen hervor, die ja in viel zahlreicheren Einzelzuchten durchgeführt sind als die anderen Kombinationen. Die früher summarisierten Einzelzuchten sind:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
M 16, 73	Tok \times (Hok \times Tok)	25	16
M 17, 104	Tok \times (Hok \times Tok)	59	47
M 17, 105	Tok \times (Hok \times Tok)	58	56
M 17, 108	Tok \times (Hok \times Tok)	67	79

Also 209 Weibchen : 198 Männchen, das normale Geschlechtsverhältnis. Daneben aber finden sich zwei Zuchten:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
M 16, 71	Tok \times (Hok \times Tok)	51	23
M 16, 72	desgl.	8	2

Also 59 Weibchen : 25 Männchen, was der Erwartung $2 \text{ ♀} : 1 \text{ ♂}$ entspricht, wenn die benutzten Bastardmännchen die genetische Beschaffenheit des Weibchens hatten.

Auch die Kreuzung schwaches $\text{♀} \times$ Bastardmännchen (schwach \times stark) müßte einige Einsicht geben, da nach den vorhergehenden Erörterungen hier im Normalfall 3 Männchen : 1 Weibchen zu erwarten sind, im Fall der Benutzung aus Weibchen umgewandelter Männchen aber 1 : 1 oder wahrscheinlicher $2 \text{ ♂} : 1 \text{ ♀}$. Die Zuchten sind bis jetzt nicht genügend zahlreich zur Entscheidung. Immerhin könnte man das vorliegende Material in zwei Gruppen anordnen, die sich um 3 : 1 und 2 : 1 gruppieren, nämlich:

a) $< 2,5 : 1$		b) $> 2,5 : 1$	
* W B 6	19 : 9	W B 13	31 : 12
W A 18	27 : 14	W A 62	8 : 1
W B 25	14 : 9	W B 7	31 : 12
M 16, 67	22 : 15	W A 64	7 : 2
M 17, 97	55 : 23	M 16, 66	23 : 3
M 18, 112	58 : 32	M 17, 98	48 : 17
M 16, 65	45 : 19		
M 17, 96	77 : 31		
	<hr/>		<hr/>
	317 : 152 = ca. 2 : 1		148 : 47 = ca. 3 : 1

Hier würde denn auch die Erklärung dafür liegen, daß bei jenen Zuchten das Verhältnis $2,32 \text{ ♂} : 1 \text{ ♀}$ anstatt 3 Männchen : 1 Weibchen auftrat. Es sei übrigens im Anschluß an diese Erörterungen nochmals darauf hingewiesen, daß Männchenüberschuß wie Weibchenüberschuß hier nur da auftritt, wo die Theorie es erlaubt.

Noch auf eine andere Weise versuchten wir diesen Fall aufzuklären, nämlich, indem wir solche P_1 -Männchen mit einer der stärkeren schwachen Rassen verbanden, mit denen der „starke“ Faktor von Aomori nicht Geschlechtsumkehr, sondern mittlere weibliche Intersexualität erzeugt. Die Situation ist die folgende:

1. Massachusetts $\text{♀} \times F_1 \text{ ♂}$ (Schnei \times Ao) echtes Männchen

♀ Plasma: Massachusetts ♂ Geschlechtsfaktoren: Schnei und Ao.
Geschlechtsf. Mass.

Kombinationen: a) Plasma Mass. + Geschlechtsf. Schnei und Y.

b) Plasma Mass. + Geschlechtsf. Ao und Y.

c) Plasma Mass. + Geschlechtsf. Mass und Schnei.

d) Plasma Mass. + Geschlechtsf. Mass und Ao.

- a) ist ein normales Weibchen,
- b) ist ein inters. Weibchen vom Mass.- und Ao.-Typ,
- c) u. d) sind Männchen,
- also $\frac{1}{4}$ normale Weibchen, $\frac{1}{4}$ Intersex. Weibchen, $\frac{1}{2}$ Männchen.

2. Massachusetts ♀ × F₁ ♂ (Schnei × Ao) Pseudomännchen.

♀ Plasma Massachusetts ♂ Geschlechtsfaktor Ao
Geschlechtsf. Mass. (nämlich X Ao—Y)

Kombinationen: a) Plasma Mass + Geschlechtsfaktor Ao—Y.

b) Plasma Mass + Y Y.

c) Plasma Mass + Geschlechtsf. Mass und Ao.

d) Plasma Mass + Geschlechtsf. Mass und Y.

a) ist ein intersex. Weibchen,

b) ist wohl unmöglich,

c) ist ein Männchen,

d) ist ein normales Weibchen,

also $\frac{1}{3}$ normale Weibchen, $\frac{1}{3}$ inters. Weibchen, $\frac{1}{3}$ Männchen.

Um dies zu erzielen, wurde eine große Zahl früher wie später (Schnei × Ao) ♂ mit Massachusetts ♀ gepaart. Von allen Zuchten wurde nur je eine nicht völlig vernichtet. Es sind:

W A 95 b Mass × (Schnei × Ao) frühes ♂

1 ♀ normal, 3 ♀ inters. 17 ♂

W A 96 c Mass × (Schnei × Ao) spätes Männchen

2 ♀ normal, 2 ♀ inters. 7 Männchen.

Da gerade in diesen schwer erkrankten Zuchten die Weibchen besonders stark ausgetilgt wurden, ist der relativ hohe Prozentsatz von Weibchen im zweiten Fall der Erwartung entsprechend. Natürlich kann dies nicht als vollgültiger Beweis betrachtet werden. Die wiederholten Versuche wurden ebenfalls Kriegsoffer und müssen nochmals angestellt werden.

Es sei schließlich noch bemerkt, daß ein absolut unwiderleglicher Beweis für unsere Schlüsse nur erbracht werden kann, wenn es gelingt, eine geschlechtsbegrenzte Mutation mit Intersexualität zu kombinieren. Die Aussichten sind günstig, daß dieser Versuch bald ausgeführt werden kann. Andere ebenso entscheidende Proben sind wieder in Vorbereitung, nachdem sie schon zweimal vernichtet wurden.

D. Eine Probe von mathematischer Sicherheit für die Richtigkeit der genetischen Analyse der weiblichen Intersexualität kann durch Tripel- und Quadrupel-Bastarde ge-

liefert werden, erhalten durch verschiedenartige Kombinationen von drei oder vier Rassen. Welcher Art diese Kombinationen sein mögen, das Resultat darf nur bedingt werden von dem Plasma der Mutter und den beiden Geschlechtsfaktoren des Vaters. Der Typus der so produzierten Intersexualität muß derselbe sein wie bei F_1 -Intersexualität aus dem gleichen mütterlichen Plasma und väterlichen Geschlechtsfaktoren, ganz gleich, welche sonstigen Rassen an der Kreuzung beteiligt sind. Und das trifft alles ausnahmslos zu.

Wir bemerken zu den folgenden Zuchten, daß sie fast ausnahmslos solchen angehören, bei denen von Anfang an eine bestimmte Anzahl Raupen isoliert wurde und jede einzelne in einem Glas gezüchtet wurde, um die anderwärts zu besprechenden Wachstumskurven aufzunehmen. Es steht fest, daß diese Zahlen trotz ihrer relativen Kleinheit einen richtigen Durchschnitt darstellen, der nur manchmal zu gunsten der Männchen verschoben ist, wie schon früher gezeigt wurde.

AA. Kombinationen, bei denen die Mutter eine reine Rasse ist.

Die Resultate betreffen somit in erster Linie das Verhalten der Geschlechtsfaktoren des Vaters.

1. $\left. \begin{array}{l} \text{W A 95 b} \\ \text{W A 96 c} \end{array} \right\} \text{Mass} \times (\text{Schnei} \times \text{Ao}) \quad 3 \text{ ♀} \quad 5 \text{ ♀ I} \quad 24 \text{ ♂}.$

Wir haben diese Kreuzung schon im vorigen Abschnitt besprochen. Hier ist der Hauptpunkt, daß wir $\frac{1}{2}$ normale und $\frac{1}{2}$ intersexuelle Weibchen bekommen müssen und daß der Intersexualitätstyp der von F_1 $\text{Mass} \times \text{Aom}$ ist.

2. $\text{X A 48} \quad \text{Mass} \times (\text{Ao} \times \text{Gif II})^2 \quad 12 \text{ inters. ♀} \quad 11 \text{ ♂}.$

Das F_2 -Männchen $(\text{Ao} \times \text{Gif II})^2$ kann entweder die Geschlechtsfaktoren Gifu II, — Gifu II haben oder Gifu II-Ao. Im ersteren Fall müssen alle Weibchen intersexuell sein vom $\text{Mass} \times \text{Gif II}$ -Typus, im zweiten Falle ebenfalls alle intersexuell zur Hälfte vom $\text{Mass} \times \text{Ao}$ -Typ. Alle sind in Wirklichkeit vom $\text{Mass} \times \text{Gif II}$ -Typus.

3. $\text{X A 49.} \quad \text{Mass} \times (\text{Gif I} \times \text{Ao})^2.$
 2 Weibchen, beginnende Intersex. vom Gifu-Typ,
 2 Weibchen, stark I, vom Aomori-Typ,
 15 Männchen.

Das F_2 -Männchen ($Gif\ I \times Ao$)² kann die Geschlechtsfaktoren Ao — Ao oder Ao — $Gif\ I$ haben. Im ersteren Fall müssen die sämtlichen Weibchen intersexuell vom Aomori-Typ sein; im andern Fall wäre die Hälfte so, die andere Hälfte intersexuell von dem gänzlich abweichenden Gifu-Typ (weiße Flügel). Letzteres ist der Fall.

4. X A 32. $Hok \times (Ao \times Gif\ II)^2$ 11 Männchen.

Da die Geschlechtsfaktoren von Ao wie von $Gifu\ II$ mit Hokkaido-Plasma völlige Geschlechtsumkehr bedingen, so können in jedem Fall nur Männchen entstehen.

BB. Kombinationen, bei denen der Vater eine reine Rasse ist.

Die Resultate betreffen somit in erster Linie das Plasma der Mutter.

5. X A 59. $(Mass \times Hok) \times Ogi$.

- a) Aus 30 isolierten Raupen erhalten 15 Männchen 7 inters. Weibchen. 8 gestorbene Raupen waren weibliche Raupen, d. h. hätten wohl auch $\varnothing\ I$ geliefert, sicher keine Männchen.
- b) Rest der Zucht: 22 Männchen, 12 inters. Weibchen.

Die intersexuellen Weibchen gehören, wie erwartet, dem sehr charakteristischen Typus $Mass \times Ogi$ an. Das Hokkaidoblut der Mutter (ein Hok -Geschlechtsfaktor) hatte also keinerlei Einfluß.

6. X A 60. $(Mass \times Hok) \times Ao$ 18 $\varnothing\ I$ 21 σ .

Es ist interessant, diese Zucht mit der vorigen zu vergleichen. Die intersexuellen Weibchen zeigen sämtlich den ganz andersartigen Aomoritypus.

7. X A 53. $[(Kum \times Schnei) \times (Schnei \times Kum)] \times Ao$.
13 $\varnothing\ I$ 12 Männchen.

Die Mutter dieser Zucht war ein doppeltreziproker F_2 -Bastard der Rassen Kumamoto und Schneidemühl. Das Plasma ist also Kumamoto-Plasma. Wir erinnern daran, daß $Kum \times Ao$ mittlere weibliche Intersexualität liefert, $Schnei \times Ao$ dagegen nur Männchen. Dies Resultat ist genau so, als ob die Zucht $Kum \times Ao$ wäre.

CC. Kombinationen, bei denen beide Eltern Bastarde sind.

Die Resultate demonstrieren die Situation gleicherweise für das Plasma der Mutter wie Geschlechtsfaktoren des Vaters.

8. X A 54. $(\text{Kum} \times \text{Schnei})^2 \times (\text{Ao} \times \text{Gif II})^2$.

- | | |
|-------------------------------|--|
| a) Kontrollierte Einzelzucht: | nämlich 5 ♀ I v. Kum \times Gif II-Typus |
| 7 ♀ I 8 ♂ | |
| b) kranke Restkultur: | 4 ♀ I v. Kum \times Ao-Typus |
| 2 ♀ I 12 ♂ | |

Die Mutter ist ein F_2 -Bastard der Rassen Kumamoto und Schneidemühl, der Vater ein F_2 -Bastard von Aomori und Gifu II. Das Plasma ist also Kumamoto-Plasma; die Geschlechtsfaktoren des Vaters entweder Gif II — Gif II oder Gif II — Aom.

Das Resultat sollte also entweder lauter intersexuelle Weibchen vom Kum-Gif II-Typus sein, oder halb solche und halb vom Kum \times Ao-Typus. Tatsächlich sind es 5 intersex. Weibchen, variierend von schwach bis mittel intersexuell, = Kum \times Gif II-Typus, 4 inters. Weibchen vom richtigen Aomortypus; also die zweite Möglichkeit. (Wir erinnern daran, daß Schnei mit Ao oder Gif II nur Männchen liefert:)

9. X A 55 $(\text{Kum} \times \text{Schnei})^2 \times (\text{Gif I} \times \text{Ao})^2$.

13 ♂,

5 ♀, gerade beginnende Inters. vom Gifutyp,

6 ♀, stark i, vom Aomortyp.

Diese Zucht ist besonders instruktiv wegen der sinnfälligen Verschiedenheit der beiden Intersexualitätstypen. Erklärung wie vorher. (Wir erinnern, daß Schnei mit Gif I schwache bis mittlere Intersexualität, mit Ao nur Männchen liefert.)

10. X A 41. $(\text{Hok} \times \text{Kum})^2 \times (\text{Ao} \times \text{Gif II})^2$ 19 Männchen.

Das Resultat ist gerade wie F_1 Hok \times Ao oder Hok \times Gif II. Von Kumamoto-Blut ist nichts zu bemerken (Kum \times Ao = ♀ I!).

11. X A 35. $(\text{Hok} \times \text{Schnei})^2 \times (\text{Ao} \times \text{Gif II})^2$ 30 Männchen.

Wie vorher.

Die Beweiskraft dieser Versuchsreihe bedarf keiner weiteren Begründung: es sei nur darauf hingewiesen, daß die analogen Versuche zur männlichen Intersexualität weiteres wichtiges Material bringen werden.

E. Die folgenden komplizierten Kombinationen zwischen der Tokyo- und Hokkaidorasse geben eine weitere ergänzende Bestätigung¹⁾!

1. [Tokyo \times (Hok \times Tok)²]. Bei dieser Kreuzung der Rückkreuzung inter se stammt Plasma (oder Y-Chromosom) von der starken

¹⁾ Sie sind sämtlich von unserm Mitarbeiter Herrn Machida ohne Kenntnis der Erklärung ausgeführt.

Rasse Tokyo. Das Resultat muß daher ein normales Geschlechtsverhältnis sein, selbst wenn die ursprünglich zur Rückkreuzung verwandten Bastardmännchen genetische Weibchen waren.

M 15, 56—59 56 Weibchen 49 Männchen.

2. Tok \times [(Hok \times Tok)²]. Das gleiche gilt wie im vorigen Fall. Kein Männchenüberschuß darf auftreten.

M 15, 65 446 Weibchen 267 Männchen.

Der auffallende Weibchenüberschuß wird später bei männlicher Intersexualität besprochen.

3. Hok \times [(Hok \times Tok)²]. Plasma (oder Y-Chrom.) schwach, also die Möglichkeit der Geschlechtsumwandlung gegeben. Die X-Chromosome des F₂-Männchen, das als Vater diente, sind Tok-Tok oder Tok-Hok. Männchen ersterer Art könnten nur Männchen erzeugen, die zweiter Art 3 Männchen zu 1 Weibchen. Nur eine Zucht liegt vor:

M 15, 61 18 Männchen.

4. Hok \times [(Tok \times Hok)²]. Plasma (oder Y-Chromosom) wie vorher. X-Chromosomen des (reziproken) F₂-Männchens, das als Vater diente, sind: a) Hok — Hok oder b) Tok — Hok. Es sind also Zuchten mit normalen Geschlechtsszahlen zu erwarten und solche mit 3 ♂ : 1 ♀. Nur eine Zucht vom Typ b liegt vor:

M 18, 116 131 Männchen : 55 Weibchen.

5. Hok \times [(Tok \times Hok) \times (Hok \times Tok)]. Die Erwartungen sind wie im vorhergehenden Fall. Das Resultat ist:

Typus a:	M 17, 110	. .	50 ♂	41 ♀	
	M 17, 112	. .	55 ♂	39 ♀	
			105 ♂	80 ♀	= ca. 1 : 1.
Typus b:	M 17, 111	. .	78 ♂	32 ♀	
	M 17, 113	. .	44 ♂	18 ♀	
	M 17, 118	. .	15 ♂	1 ♀	
			137 ♂	51 ♀	= ca. 3 : 1.

Also auch in diesen Fällen sind die Erwartungen der Theorie vollständig erfüllt.

IV. Die vermeintliche Inzuchtsintersexualität.

Wir müssen nunmehr auf ein Kapitel zurückkommen, auf das wir in unserer Publikation von 1912 großen Wert legten, das inzwischen aber ein ganz anderes Gesicht angenommen hat, wie wir schon in der

Arbeit 1914 andeuteten. Die betreffenden Zuchten sind z. T. schon in den vorhergehenden Kapiteln aufgeführt, wobei die jetzt zu beweisende Interpretation bereits vorweggenommen ist. Die Tatsachen sind die folgenden: Der vortreffliche Amateurzüchter Brake (siehe Publikation 1912) hatte gefunden, daß seine japonica-Männchen, die ursprünglich mit deutschen Rassen weibliche Intersexualität produzierten, in der 3. Inzuchtgeneration auch normale Weibchen hervorbrachten und in der 4. nur normale Weibchen. Ferner, daß von der 4. Inzuchtgeneration an auch in der japonica-Reinzucht intersexuelle Weibchen auftraten, deren Zahl in der 5. und 6. Inzuchtgeneration zunahm. Wir hatten die sonderbare Erscheinung als eine Inzuchtwirkung auf die „Stärke“ der Geschlechtsfaktoren interpretiert. Eine andere Erklärung war damals nicht möglich, da es nicht bekannt war, daß es auch schwache japanische Rassen gibt. Nach Herrn Brakes Tod erhielt ich dies Material und habe es seitdem von der 7. bis zur 15. Inzuchtgeneration gezüchtet und dabei den Fall analysiert.

Die einfache Erklärung ist, daß die Rasse japonica Br (wie wir sie nennen) eine Mischzucht zweier japanischer Rassen ist¹⁾, einer der schwachen japanischen Rassen von annähernd der Beschaffenheit der Rasse Kumamoto und einer starken japanischen Rasse von annähernd der Beschaffenheit Gifu I. Da bei den Inzuchten bis zur 10. Inzucht Eier von mehreren Weibchen zusammengezogen wurden, im Glauben, daß eine einheitliche Rasse vorliegt, so wurden Resultate erzielt, die zunächst inkongruent erschienen, nun aber sich völlig auseinanderwirren lassen.

In einer derartigen heterozygoten Zucht können sich theoretisch vorfinden:

1. ♀ Plasma : schwach	Geschlechtsfaktor : schwach
2. ♀ Plasma : schwach	„ stark
3. ♀ Plasma : stark	„ stark
4. ♂ Plasma : stark	„ schwach
5. ♂	{ stark
	{ stark
6. ♂	{ stark
	{ schwach
7. ♂	{ schwach
	{ schwach

¹⁾ Außer durch die Analyse der Sexualität haben wir dies auch durch die Analyse der Raupencharaktere nachweisen können.

In den ursprünglichen Kreuzungen Brakes waren Männchen Nr. 5 verwandt worden. In dem dritten Jahr aber benutzte er Männchen Nr. 6 zur Kreuzung mit dispar und erhielt daher zur Hälfte normale, zur Hälfte intersexuelle Weibchen. Die gleichen Männchen wurden aber auch zur Inzucht benutzt und jedenfalls mit starken wie schwachen Weibchen und so erhielt er von der 4. Inzucht an in der reinen japonica-Kultur schwach intersexuelle Weibchen neben normalen in wechselnden Verhältnissen. Dies war der Zustand der Zucht, als ich sie in der 7. Inzuchtgeneration erhielt und die Resultate blieben die gleichen in der 8. bis 10. Generation, nämlich:

8. Inzucht: 20 ♀ I + 9 ♀ + 22 ♂,

9. Inzucht: a) normale Mutter 3 ♀ I + 2 ♀ + 4 ♂,

b) inters. Mutter 62 ♀ I + 15 ♀ + 39 ♂,

10. Inzucht: 40 ♀ I + 92 ♀ + 125 ♂.

Dies ist eine Sammelzucht von mehreren Müttern; das Überwiegen der normalen Weibchen zeigt, daß dabei wahrscheinlich mehr starke Mütter waren.

Die Prüfung von je einem normalen und intersexuellen Weibchen der 8. Inzucht durch Kreuzung mit einer starken Rasse zeigt, daß sie der schwachen Rasse angehörten, da alle F₁-Weibchen intersexuell waren, nämlich:

normales ♀ 8. Inzucht × japonica X = 35 ♀ i 47 ♂,

inters. ♀ 8. Inzucht × japonica X = 20 ♀ i 11 ♂.

Die Prüfung von Männchen der 8. Inzucht durch Kreuzung mit deutschen Weibchen ergab:

T 16 Schles. ♀ × 8. Inzucht japonica Br ♂.

43 ♀ 27 Weibchenmännchen 102 ♂.

Der Vater war also stark-schwach heterozygot, der starke Faktor von etwa der Stärke wie bei Japonica X. Dies wird bestätigt durch eine F₂-Zucht aus der vorhergehenden.

U a (Schles × 8. Inzucht jap Br)².

39 ♀ 4 Weibchenmännchen 66 ♂.

Ein Japonica X-Weibchen aber mit dem Inzucht-Männchen durfte nur normale Nachkommenschaft bringen:

T 20 Jap X × 8. Inz. jap. Br = 46 ♀ 30 ♂ und 2 ♀ I¹).

Ebenso durfte ein Weibchen der 8. Inzucht mit schwachen Rassen nur normale Nachkommenschaft liefern:

¹) Diese intersexuellen Weibchen sind Extraweibchen (s. später).

T 17 norm. Inzuchtweibchen	×	Schles ♂	60 ♀	55 ♂
T 18 inters.	×	„ ♂	38 ♀	41 ♂
VB 13 inters.	×	Fiu ♂	58 ♀	50 ♂

In T 17 sind nun zwei Möglichkeiten gegeben; das Plasma der Mutter konnte der schwachen oder der starken Rasse angehören. In F_1 konnte sich das nicht entscheiden, denn wenn auch der Geschlechtsfaktor der Mutter schwach war, was, wie wir sehen werden, der Fall ist, so war in jedem Fall normale F_2 zu erwarten. Wenn aber die F_1 -Weibchen von T 17 zur doppeltreziproken Kreuzung mit Männchen T 16 (s. oben) verbunden wurden, so waren die folgenden Möglichkeiten gegeben: Diese Männchen waren, wenn wir von den darunter befindlichen genetischen Weibchen absehen, zur Hälfte stark-schwach, zur anderen Hälfte schwach-schwach. (Eins der ersteren war der Vater der F_2 -Zucht Ua.) Wenn das mütterliche Plasma „stark“ war, so mußten diese doppelreziproken Bastarde unter allen Umständen normal sein. War es dagegen schwach, so war sowohl diese Möglichkeit gegeben als auch die, daß die Hälfte der F_2 -Weibchen intersexuell sind. Die folgenden Zuchten Ud und Ue erlauben daher keine Entscheidung dieser Frage.

Ud F_2 (7. Inz. × Schles.)² 93 ♀ 95 ♂

Uc = T 17 × T 16 (7. Inz. × Schles.) × (Schles. × 7. Inz.) 5 ♀ 8 ♂

Dagegen können wir mit Sicherheit sagen, daß der Geschlechtsfaktor der Mutter von T 17 schwach war, auch wenn das Plasma der starken Rasse angehörte, denn sonst könnte die folgende doppelreziproke Kreuzung nicht normal sein:

Ub T 16 ♀ (Schles. × 7. Inz.) × T 17 ♂ (7. Inz. × Schles.) 68 ♀ 62 ♂.

Wir haben gesehen, daß in der 10. Inzucht wieder alle oben gegebenen Möglichkeiten vertreten sind. Hier wurden nun zum erstenmal zufällig nur Weibchen mit „starkem“ Plasma zur Nachzucht ausgesucht, woraus folgt, daß nunmehr ganz unvermittelt die Intersexualität aus den Inzuchten wieder verschwinden muß. Dies ist das Resultat der folgenden Inzuchten:

VB 2.	11. Inzucht	. .	9 Weibchen	7 Männchen (i)
WB 46.	12.	„ .	19 „	26 „ (i)
XB 45.	13.	„ .	35 „	55 „
XB 44.	13.	„ .	12 „	67 „
YB 35.	13.	„ .	72 „	89 „
YB 36.	14.	„ .	17 „	22 „
YB 34.	14.	„ .	36 „	35 „
YB 33.	14.	„ .	6 „	33 „
ZB 8—11.	15.	„ .	alle normal.	

Die Richtigkeit dieses Befundes kann nun auf zwei Weisen kontrolliert werden: 1. indem wir solche Inzuchtweibchen mit bekannten starken Rassen kreuzen; sie müssen dann, im Gegensatz zu den vorher besprochenen Zuchten T 19, T 25 völlig normal sein. Das trifft zu in den Zuchten:

X B 59.	Jap Br 11. Inz. \times Aomori	16 ♀	20 ♂
X B 60.	Jap Br 11. Inz. \times Ogi	45 ♀	41 ♂

Der zweite Beweis kann hier nicht völlig erklärt werden, da er bereits die Kenntnis der männlichen Intersexualität voraussetzt. Wir werden später sehen, daß intersexuelle Männchen erscheinen können in der Kombination starkes Plasma mit zwei schwachen Geschlechtstaktoren. Diese Kombination kann aber jetzt in den Inzuchten auftreten. Und so finden wir in der Tat plötzlich mit dem Verschwinden der intersexuellen Weibchen aus der Inzuchtkultur intersexuelle Männchen, nämlich eines in der 11. Inzucht, und drei in der 12. Inzucht. Dies gibt nun wieder die Möglichkeit einer weiteren Probe. Unter den Männchen dieser Inzucht müssen die Kombinationen der Geschlechtstaktoren stark-schwach und schwach-schwach vorhanden sein. Starkstark ist dagegen ausgeschlossen unter der Nachkommenschaft einer Mutter, die schwach-schwach produziert (die intersexuellen Männchen). Dies kann nun festgestellt werden, wenn diese Männchen wieder mit bekannten schwachen Rassen kombiniert werden. Wird ein intersexuelles Männchen (schwach-schwach) mit einer schwachen Rasse gekreuzt, so muß die Nachkommenschaft normal sein und bleiben:

W B 90	Schneidemühl ♀ \times inters. ♂ jap Br 11. Inzucht	
	28 ♀	47 ♂
X B 6 F ₂	hieraus (Schnei \times jap Br) ²	
	35 ♀	34 ♂

Wird ein normales Männchen dieser Inzuchten benutzt, so folgt das gleiche Resultat, wenn es schwach-schwach ist; ist es aber stark-schwach, so muß die Hälfte der Nachkommenweibchen höchstgradig intersexuell resp. in Männchen umgewandelt sein. Das Resultat wäre im letzteren Fall 3 Männchen : 1 Weibchen. Dies zeigen die folgenden Proben:

W B 95.	Berlin \times jap Br 10. Inzucht	
	189 ♀	174 ♂

Also mit Sicherheit der erste Fall.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V B 6	Schneidemühl \times desgl. ♂	52	108
V B 9	Fiume \times „ ♂	41	91
V B 10	Fiume \times „ ♂	19	60
W B 93	Fiume \times „ ♂ 12. Inz.	13	30
		125	289

♂ : ♀ = 2,4 : 1, was in analogen Fällen (s. früher) erhaltenen Zahlenverhältnissen entspricht, wenn der zweite Fall vorliegt. F_2 aus solchen Zuchten kann dann entweder mit einem starkschwachen oder schwach-schwachen Männchen erzeugt werden, ebenso F_3 . Die folgenden Zuchten zeigen deutlich den ersten Fall:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W B 99	F_2 aus V B 6 (Schnei \times 10. Inz.) ²	8	29
W B 63	F_3 aus W B 99 (Schnei \times 10. Inz.) ³	15	47
X B 44	F_2 aus W B 93 (Fin \times 11. Inz.) ²	9	62

Das sind 138 ♂ : 32 ♀.

Nach der 11. Generation verschwanden dann die inters. ♂ wieder aus der Inzucht. Welche der genetischen Möglichkeiten dafür verwirklicht ist, konnte noch nicht geprüft werden. (Die Wahrscheinlichkeit spricht für Mutter mit starkem X).

Damit ist der Fall aufgeklärt. Es mag vielleicht überflüssig erscheinen, daß wir soviel Mühe darauf verwandten, ein unreines Material zu analysieren, da es für diese Untersuchung gar nichts bedeutet hätte, wenn wir die Rasse Japonica Br einfach weggelassen hätten. Aber einmal war es unsere Pflicht, da wir früher irrtümliche Schlußfolgerungen auf diesem Material aufgebaut hatten; sodann ist es eine geeignete Warnung für Forscher, die diesen Gegenstand aufnehmen wollen; und schließlich glauben wir, daß die Durchführung dieser Analyse ein hübsches Glied in der Kette der Gesamtanalyse ist.

V. Die Rasse Gifu.

Wir haben bisher stets die Rassen Gifu I und II unterschieden, von denen die erste die schwächste der starken Rassen war, die andere ähnlich den Rassen Ogi und Aomori. Wir taten dies, um die Dar-

stellung nicht unnötig zu komplizieren. In Wirklichkeit besitzen resp. besaßen wir nur eine Rasse Gifu, die aber, als die einzige bisher angetroffene, bei einigen Individuen in ihren Geschlechtsfaktoren ursprünglich heterozygot war, nämlich von der Stärke Gifu I und Gifu II. Schon bei den ersten Gifukreuzungen war uns der hohe Prozentsatz der F₁-Männchen auch in guten Zuchten aufgefallen, nämlich:

Bezeichnung	Kreuzung	Inters. Weibchen	Männchen	Weibchen
V A 35	Fiu × Gif	14	57	
V A 26	Schnei × Gif	28	70	
V B 47	Schnei × Gif	9	22	
V A 51	Hok × Gif	15	66	
V B 60	Hok × Gif	12	34	2?
		78	: 249 = 3,2 ♂ : 1 ♀	

Die Wiederholung der Gifukreuzungen in folgenden Jahren gab aber überhaupt keine intersexuellen Weibchen von dem so charakteristischen Gifutypus, sondern mit Massachusettsweibchen den etwas abgeschwächten Intersexualitätstypus der starken Rassen neben einem praktisch normalen Weibchen (s. oben: nur 3 Weibchen wurden erzielt), mit europäischen Rassen die letzten Stufen der Intersexualität, nämlich

Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Weibchen- männchen	Weibchen
X B 8	Berlin × Gifu	107	15	
W B 85	Fiume × Gifu	73		1

Aber auch in den Rückkreuzungen mit den ursprünglichen Gifubastarden traten die zu erwartenden intersexuellen Weibchen vom Gifutypus nicht auf. Es sind das die bisher noch nicht erwähnten Zuchten:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Weibchen- männchen
W B 5	Schnei × (Schnei × Gif)	10	28	
W A 66	Schnei × (Schnei × Gif)	8	11	
X B 16	Fiu × (Gif × Fiu)	24	60	6
X B 23	Fiu × (Fiu × Gif)	47	71	
		89	176	+ 6

All dies läßt bereits den Verdacht aufkommen, daß Gifu eine heterozygote Rasse ist, deren Männchen daher in den Kombinationen I II, I I, II II vorhanden sein können; daß die F_1 -Kombinationen mit der Überzahl der resultierenden Männchen durch Benutzung von I II-Männchen zustandekommen (I produziert intersexuelle Weibchen vom Gifutyp, II Geschlechtsumkehr, also Erwartung 3 Männchen : 1 ♀ J); daß die F_1 -Zuchten mit nur Männchen (inkl. Weibchenmännchen) von Gifumännchen II II hervorgebracht sind; und daß die F_1 -Zuchten mit Intersexualität und normalen Geschlechtsszahlen (s. oben Kum und Ogi \times Gif) ♂ I I zu Vätern haben. Bei den Rückkreuzungen Schnei \times (Schnei \times Gif) können die Geschlechtssfactoren des Vaters dann sein Schnei-Gif I oder Schnei-Gif II (unter Mißachtung der Männchen, die genetische Weibchen sind). Zufällig wurde nur die letztere Kombination verwandt. Bei den Rückkreuzungen mit Fiume des folgenden Jahres war bereits in F_1 kein Faktor Gif I anwesend.

Für diese Vermutung der Heterozygotie der Rasse Gifu haben wir nun aber, außer dem Vorhergehenden, den vollgültigen Beweis in den früher besprochenen Tripel- und Quadrupelkreuzungen (S. 50 ff.). Hier kommen viermal als Vater die F_2 -Männchen ($Ao \times Gif$)² vor, und zweimal ($Gif \times Ao$)², in beiden Fällen Geschwistermännchen, stammend von einer Mutter und einer Großmutter. Im letzteren Falle mußten also die F_2 -Männchen, wenn sie einen Gifufaktor hatten, stets den gleichen haben, nämlich den der Großmutter. In beiden Zuchten (X A 49 und 55 s. o.) spalteten aber diese charakteristischen intersexuellen Weibchen vom Gifutypus heraus (neben denen vom Aomoritypus), die, nachdem sie ein Jahr lang verschwunden waren, auf solchem Umweg wiedergewonnen wurden. Somit zeigt auch diese Komplikation wieder die Richtigkeit des Ganzen. Auf einen Punkt möchten wir noch kurz hinweisen. Ein Blick auf die Karte Japans zeigt uns (S. 4), daß südlich von Gifu alle Rassen schwach sind, nördlich alle stark. Nur die Insel Hokkaido beherbergt wieder eine schwache Rasse, aber vom Typus der europäischen schwachen Rassen. Dies ist sehr bemerkenswert, da auch sonst tiergeographisch Hokkaido mehr zu Eurasien gehört als zu Japan. Es fällt also da auf, um auf Gifu zurückzukommen, daß die einzige heterozygote Rasse, deren Geschlechtssfaktor außerdem eine mehr mittlere Stärke hat, geographisch genau zwischen den starken und schwachen liegt. Wie früher erwähnt, erlaubt denn auch diese Rasse Gifu I den erwarteten Versuch einer Kombination der stärksten „schwachen“ Mutter mit dem „schwächsten“ starken Vater, die auf der Grenze von Normalität stehende

Nachkommenschaft gibt (Kum und Mass \times Gif I), auch hierin die Mittelstellung der Rasse Gifu dokumentierend. Wir hoffen, daß wir einmal Gelegenheit haben werden, die sich daraus ergebenden interessanten Probleme weiter zu verfolgen.

VI. Diskussion.

Wir haben bisher absichtlich nur die Tatsachen sprechen lassen und in die Schlüsse aus ihnen nicht mehr Interpretation hineingelegt, als unvermeidlich war. Wir müssen nun die Situation, wie sie sich aus den rein genetischen Tatsachen über weibliche Intersexualität ergibt, kurz analysieren, wobei wir die wichtigen, später zu besprechenden, entwicklungsphysiologischen Tatsachen zunächst aus dem Spiel lassen. Denn die genetische Analyse muß zunächst nur die genetischen Tatsachen decken.

Wir haben gesehen, daß, wie es bei einem Fall im Bereich der Geschlechtsvererbung selbstverständlich ist, die genetische Grundlage des Phänomens teilweise die Verteilung der Geschlechtsfaktoren ist, in bezug auf die bei unserem Objekt das weibliche Geschlecht heterozygot, das männliche homozygot ist: $Mm = \text{♀ } MM = \text{♂}$. Wenn wir uns auf den Standpunkt der Geschlechtschromosomenlehre stellen, so ist das völlig identisch mit den Formeln: $XY = \text{♀ } XX = \text{♂}$ und die Ausdrucksweise mit Chromosomen unterscheidet sich von der mit Faktoren nur darin, daß im ersteren Fall das sichtbare Vehikel, im zweiten Fall das darin beförderte Unsichtbare in den Vordergrund gestellt wird. Wir glauben, daß diese Auffassung von der Beziehung der Geschlechtschromosomen zu den Geschlechtsfaktoren heute einer der Grundpfeiler unserer Wissenschaft ist. Sollte es aber noch Forscher geben, die das nicht anerkennen, so müssen sie sich darüber klar werden, daß an der Sache nicht das geringste geändert wird, wenn der Begriff Geschlechtschromosomen aus unseren Erörterungen gestrichen wird.

Wir haben nun weiterhin gesehen, daß die Geschlechtsfaktoren der verschiedenen Rassen typisch verschieden sind, obwohl jeder einzelne innerhalb seiner Rasse wie auch bei gewissen Kreuzungskombinationen sich wie ein normaler Geschlechtsfaktor verhält. Wir haben ferner gesehen, daß ein Männchen, das je einen Geschlechtsfaktor von zwei verschiedenen Rassen besitzt, sich wie eine Heterozygote verhält. Wir haben deshalb von unserer ersten Veröffentlichung an (1911) die Faktoren als M und \mathbf{M} oder M , M_1 , M_2 usw. bezeichnet und sie als das aufgefaßt,

was seitdem die Bezeichnung multiple Allelomorphe erhalten hat. Wir müssen uns nun darüber klar werden, daß damit allein nichts gewonnen ist. Wenn bei somatischen Faktoren, etwa bei verschiedenen Typen der Augenfarbe von *Drosophila*, multipler Allelomorphismus beschrieben wird, so ist dies eine Erweiterung mendelscher Erkenntnis, indem wir lernen, daß gewisse Faktoren, die stets dasselbe Organ beeinflussen, alle untereinander allelomorph sind. Wenn weiterhin bewiesen wird, daß sie alle den gleichen Prozentsatz von Korrelationsdurchbrechung zeigen, oder, in Morgans Ausdrucksweise am gleichen locus eines Chromosoms liegen, so ist dies ein weiterer Fortschritt, der an sich wichtig ist und außerdem die Perspektive einer weiteren physiologischen Analyse eröffnet. Wenn aber bei Geschlechtstaktoren eine derartige Erscheinung gefunden wird, so besagt die Einreihung in die Kategorie des multiplen Allelomorphismus gar nichts: sie ist bloß eine Umschreibung für die Notwendigkeit, den Mendelschen Geschlechtssymbolen weitere unterscheidende Suffixe zuzufügen. Allerdings, wenn wir uns damit begnügen wollten, nachzuweisen, daß diese verschiedenartigen Geschlechtstaktoren vererbt werden, also uns auf das engste Gebiet rein Mendelscher Analyse beschränken wollten, dann wäre mit diesen Feststellungen der Fall erledigt und wir hätten zu den Mendelformeln nur die Erklärung hinzuzusetzen, welche Kombinationen was sind, um am Ende der Analyse angelangt zu sein.

Es bedarf wohl keiner besonderen Begründung, daß dies ein engherziges und unwissenschaftliches Verfahren wäre. Denn es ist auf den ersten Blick klar, daß hier eine Möglichkeit gegeben ist, einen Schritt über die symbolische Beschreibung eines Erbmechanismus hinauszugehen und zu einer weiteren Erkenntnis dessen zu gelangen, was ein Geschlechtstaktor ist und wie er als Geschlechtsdifferentiator wirkt. Und ein solcher Schritt kann bereits auf Grund der rein genetischen Resultate ohne die Kenntnis der wichtigen, entwicklungsphysiologischen Tatsachen gemacht werden und ist von uns seit unserer ersten Veröffentlichung getan, wenn auch leider oft nicht richtig verstanden worden.

Wir haben gesehen, daß die Wirkung der verschiedenartigen Geschlechtstaktoren, von denen das heterozygote Weibchen nur einen besitzt, sowohl von ihrer eigenen Beschaffenheit abhängig ist als auch vom genetischen Zustand des Eis. Da der letztere rein mütterlich vererbt wird, sprechen wir nicht von der genotypischen Beschaffenheit der Erbmasse des Eis, was auch sonst möglich wäre, sondern von der

mütterlichen Konstitution des Eis (Diskussion später). Das Resultat der Kreuzung ist also eine Funktion der beiden Variablen mütterliche Konstitution des Eis-Geschlechtsfaktor. Wir haben dann weiterhin gesehen, daß diese Funktion eine quantitative ist, daß die Art des Resultats durch eine quantitative Relation der beiden Variablen bedingt wird. Daraus folgt, daß die verschiedenen multipel-allelomorphen Geschlechtsfaktoren verschiedene quantitative Zustände des Geschlechtsdifferentiators sind und daß ebenso die verschiedene genetische Beschaffenheit des Eis verschiedene quantitative Zustände dieses darstellt.

Diese quantitative Auffassung, die uns von Anfang an den Schlüssel zum Problem geliefert hatte, ist inzwischen, glauben wir, mit mathematischer Sicherheit erwiesen worden. Wir haben in der vorhergehenden Darstellung der Versuche zur weiblichen Intersexualität sie durch die möglichst allgemeinen Ausdrücke stark-schwach zur Geltung gebracht. In unseren früheren Publikationen benutzten wir die Bezeichnung „Potenz“ der Erbfaktoren. Wir müssen uns nun von Anfang an darüber klar werden, was dies besagt. Es besagt, daß die Beschreibung des Falles in Mendelschen Symbolen allein nicht genügt, auch nicht nach Einführung der Symbole für multiplen Allelomorphismus. Es besagt, daß zwar der **Verteilungsmodus** der Intersexualität so erklärt wird, daß aber, um das **Phänomen** der Intersexualität zu erklären — zunächst noch ohne physiologische Spezialvorstellungen — es nötig ist, den Geschlechtsfaktoren ein bestimmtes physiologisches Attribut zuzuerkennen, nämlich das der Quantität. Und solange wir den Fall ausschließlich genetisch betrachten, also mit den symbolischen Geschlechtsfaktoren arbeiten, ohne zu fragen, was sie physiologisch sind, benutzen wir auch für das Attribut der Quantität zunächst eine symbolische Bezeichnung, nämlich Potenz oder besser Valenz. So können wir denn auf Grund dieser notwendigen Erweiterung des Mendelschen Symbolismus den Fall genetisch analysieren, ohne konkrete physiologische Vorstellungen zu benutzen, die auf diesem Stadium der Untersuchung noch nicht erschlossen werden können. Wir nennen also jetzt die quantitative Beschaffenheit der Erbfaktoren, die bisher als Stärke und Schwäche figurierte, ihre Valenz. Wir haben aber auch gesehen, daß die genetische Beschaffenheit des Eis Stärke und Schwäche zeigt; ihr kommt also auch eine spezifische Valenz zu. Wir wissen nun ferner, daß, bei gleicher Ei-Beschaffenheit, die Valenz des Geschlechtsfaktors im heterozygoten Weibchen das Geschlecht nach der Männlichkeit hin

verschiebt (weibliche Intersexualität). Der Geschlechtsfaktor ist also der Differentiator für Männlichkeit M , und $Mm = \text{♀}$ $MM = \text{♂}$. Wir wissen weiterhin, daß bei gleichem Geschlechtsfaktor die Valenz des Eis entscheidet, ob das genetische Weibchen ein Weibchen bleibt oder intersexuell wird. Da wir ferner im nächsten Kapitel sehen werden, daß diese Valenz des Eis auch darüber entscheidet, ob ein Männchen nach der Weiblichkeit hin verschoben wird (intersexuelle Männchen), so muß diese Valenz etwas betreffen, was für die weibliche Differenzierung verantwortlich ist. Wir nennen es den Weiblichkeitsfaktor $[F]$, wobei die Einrahmung die mütterliche Vererbung symbolisieren soll, und sehen dabei vor der Hand von der Frage ab, ob man überhaupt etwas, was mütterlich vererbt wird, als Erbfaktor behandeln darf oder ob noch eine andere Interpretation möglich ist. (s. u.) Es sind somit die kompletten Geschlechtsformeln:

$$[F] Mm = \text{♀} \qquad [F] MM = \text{♂}$$

Und es ist ohne weiteres klar, daß bei einem gewöhnlichen Fall aus dem Gebiet der Geschlechtsvererbung $[F]$ außer acht gelassen werden kann. Es wird aber ebenso wichtig wie M , sobald seine verschiedenen physiologischen Zustände sich bemerkbar machen, wie in unserem Fall, oder wenn wir untersuchen wollen, was der Geschlechtsdifferentiator eigentlich ist.

Es ist also die Situation bei der normalen Geschlechtsvererbung die, daß selbständige Faktoren für männliche und weibliche Differenzierung vorhanden sind. Bei männlicher Homozygotie, wie in unserem Fall, ist der Differentiator für Männlichkeit M , der bekannte Geschlechtsfaktor, der mit den X-Chromosomen übertragen wird. Der Weiblichkeitsfaktor $[F]$ aber ist in jedem Ei in gleicher Weise vorhanden und wird rein mütterlich vererbt. (Wegen der Möglichkeit, daß dies nicht ein Geschlechtsfaktor ist, sondern etwas, das ein homozygoten Faktorenpaar FF beeinflußt, s. spätere Erörterungen.) Die Kontrolle des sich differenzierenden Geschlechts wird aber von den Faktoren ausgeübt, die die absolut höhere Valenz besitzen. Der Mechanismus der Geschlechtsvererbung ist in unserm Fall also der, daß jedes Ei den Differentiator für Weiblichkeit in gleicher Weise besitzt. Die Valenz des Männlichkeitsbestimmers ist nun genau so dosiert, daß eine Dose quantitativ geringer ist als die des Weiblichkeitsbestimmers, zwei Dosen aber größer; also $Mm < [F]$, $MM > [F]$. (Das setzt natürlich voraus, daß die Valenzen von M und M sich in ihrer Wirkung beim Männchen einfach addieren:

wir werden dafür später den experimentellen Beweis liefern). Wir haben in früheren Arbeiten diese Situation derart veranschaulicht, daß wir ein angenommenes Maß für die Valenz einführten und mit willkürlich angenommenen Zahlen das Beispiel durchführten. Wir wollen dies hier wiederholen und machen nur darauf aufmerksam, daß diese willkürlichen Zahlenbeispiele späterhin eine sehr bestimmte Bedeutung bekommen werden.

Wir nehmen also an, daß die Valenzsituation für eine unserer schwachen Rassen die sei: $\boxed{F} = 80$ Valenzeinheiten $M = 60$ also $MM = 120$ Einheiten. Dann sind die Formeln für die beiden normalen Geschlechter;

$$\boxed{F} Mm = \text{♀}$$

$$80 \quad 60$$

$$\boxed{F} MM = \text{♂}$$

$$80 \quad 60 \quad 60$$

$$120$$

Da nun Tiere existieren, die irgend eine Stufe zwischen den Geschlechtern einnehmen, die intersexuellen Individuen, so muß es einen Spielraum geben, innerhalb dessen das Überwiegen von M oder F noch nicht das andere Geschlecht bedingt, sondern ansteigende Zwischenstufen. Wir nehmen wieder willkürlich an, daß dieser Spielraum 20 Valenzeinheiten betrage; 20 Einheiten ist das epistatische Minimum, das nötig ist, um reine Geschlechter zu erzielen. Also:

$$\boxed{F} - M > 20 = \text{♀} \qquad MM - \boxed{F} > 20 = \text{♂}$$

Wenn wir dies vom Standpunkt der zweiten Gleichung betrachten, heißt es, daß der Wert des epistatischen Minimums $e =$ Quantität des Männlichkeitsfaktors minus Quantität des Weiblichkeitsfaktors kleiner als -20 sein muß, damit ein Weibchen entsteht und größer als $+20$, um ein Männchen hervorzubringen. Und was dazwischen liegt, sind die intersexuellen Tiere. Wenn wir nun zum Zweck einer graphischen Darstellung die Werte von e auf einer Geraden auftragen, so erhalten wir folgendes Ergebnis (s. Fig. 18 S. 67):

Dies ist also genau die gleiche graphische Darstellung der Intersexualitätstypen, die wir schon früher benutzten.

Die weitere Durchführung ist nun geradezu selbstverständlich. Wenn die schwachen und starken Rassen sich durch die Valenz ihrer Geschlechtsfaktoren unterscheiden sollen, so müssen die starken Rassen eine analoge Formel zeigen, aber mit absolut höheren Werten. Wir könnten also etwa folgende Formeln aufstellen:

schwache Rasse	starke Rasse
Weibchen \boxed{F} Mm	\boxed{F} Mm
80 60	100 80
Männchen \boxed{F} MM	\boxed{F} MM
80 60 60	100 80 80

Eine kurze Überlegung zeigt, daß alle die vorgeführten Resultate abgeleitet werden können. Die beiden reziproken Kreuzungen stark \times schwach und schwach \times stark wären etwa:

Stark Weibchen	\times	schwach Männchen
P. \boxed{F} Mm		\boxed{F} M ₁ M ₁
100 80		80 60 60
F ₁ \boxed{F} M ₁ m		\boxed{F} M M ₁
100 60 = normales ♀		100 80 60 = normales ♂
Schwach Weibchen	\times	stark Männchen
P \boxed{F} M ₁ m		\boxed{F} M M
80 60		100 80 80
F ₁ \boxed{F} M m		\boxed{F} M M ₁
80 80 = mittelinters. ♀		80 80 60 = normales ♂
e = 80—80 = 0		

Es ist klar, daß mit diesen Formeln jedes der Kreuzungsergebnisse symbolisiert werden kann. Wenn \boxed{F} der schwachen Rasse = 80, so werden unsere 5 weiblichen Intersexualitätsklassen erzielt durch Kreuzung mit starken Rassen, deren M = 60—68; 68—76, 76—84, 84—92, 92—100 ist. Mehr als 100 ergibt völlige Geschlechtsumkehr.

Diese Ausführungen zeigen also, daß die Zufügung des Valenzbegriffs zum Mendelschen Symbolismus genügt, um die formalistische Interpretation der genetischen Tatsachen durchzuführen. Aber auch hier können wir bereits ihre Grenze erkennen. Wir werden uns ja bald mit den intersexuellen Männchen zu beschäftigen haben. In dem gegebenen Schema aber müßten intersexuelle Weibchen und Männchen reziproken Grades (etwa ♀ stark I und ♂ schwach I) nicht unterscheidbar sein. Sie sind aber in Wirklichkeit durchaus verschieden. Keine genetische Analyse vermöchte dafür die richtige Erklärung zu finden, denn sie ist entwicklungsphysiologischer Natur.

Man könnte nun mit scheinbarem Recht einwerfen, daß es doch gar keinen Sinn habe, die Zeit mit mendelistisch-symbolischen Erklärungen zu vergeuden, wenn später doch eine physiologische Erklärung abgeleitet werden soll. Das wäre aber u. E. ebenso verkehrt, als wenn von

mendelistischer Seite aus das Problem mit der Einordnung in die Gruppe des multiplen Allelomorphismus als erledigt bezeichnet würde. Es liegen hier eben aufs engste verstrickt ein genetisches und ein entwicklungsphysiologisches Problem vor, deren Lösung in enger Gemeinsamkeit geschehen muß. Und es ist dringend nötig, daß man sich darüber klar wird, an welcher Stelle allmählich die genetische Seite in die physiologische übergeht. Und dies erfordert, daß die genetische Analyse, in ihrer Sprache, soweit gefördert wird, als die Tatsachen erlauben. Wir halten diesen Punkt für sehr wichtig. Denn es hat sich oft gezeigt, daß Physiologen den genetischen Studien über den Mechanismus der

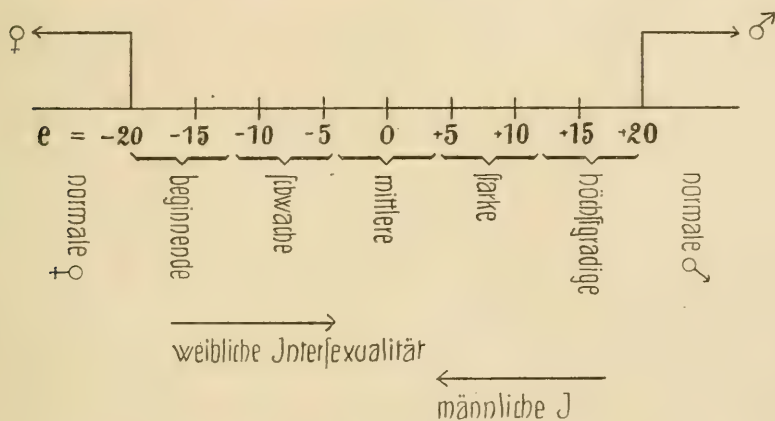


Fig. 18 (zu S. 65).

Vererbung skeptisch, wenn nicht feindlich, gegenüberstehen. Umgekehrt gibt es Genetiker die es ablehnen, das Studium des Erbmechanismus irgendwie zu entwicklungsphysiologischen Dingen in Beziehung zu setzen. Wir gehen aber so vor, daß wir das Problem genetisch und physiologisch studieren und so die dringend benötigte Beziehung zwischen Mechanik der Vererbung und Physiologie der Vererbung herstellen. Wir glauben damit nicht nur das Geschlechtsproblem, sondern auch die gesamte Vererbungslehre einen Schritt weiter zu führen.

VII. Die Extraweibchen und das Problem Plasma oder Y-Chromosom?

Wir müssen nun nochmals auf den mütterlich vererbten Faktor **[F]** zurückkommen. Während für M nach dem gesamten genetischen Material kein Zweifel herrschen kann, daß es der allgemein angenommene

X-Chromosom-Geschlechtsfaktor ist, ist die Sachlage für F nicht so einfach. Sicher ist, daß etwas vorhanden ist, das eine variable Valenz hat und in quantitativer Weise mit der Valenz der Geschlechtsfaktoren zusammenarbeitet. Sicher ist, daß dies Etwas mütterlich vererbt wird und daß es mit der weiblichen Determination zu tun hat. Zwei Dinge müssen aber nun geklärt werden: 1. Was bedeutet mütterliche Vererbung und 2. ist \boxed{F} wirklich ein Erbfaktor im üblichen Sinn?

Was nun die mütterliche Vererbung anbetrifft, so ist die nächstliegende Annahme die, daß sie identisch ist mit plasmatischer Vererbung. Irgend eine Entscheidung, ob dem so ist, ist kaum zu treffen, da wir kein anderes Kriterium für plasmatische Vererbung aufstellen können als ihren mütterlichen Typus. Es ist aber auch eine zweite Möglichkeit gegeben, nämlich daß mütterliche Vererbung identisch ist mit Vererbung im Y-Chromosom. Denn das Y-Chromosom — und L. dispar besitzt eine nicht unterscheidbare XY-Gruppe — wird ja auch stets von Mutter auf Ei übertragen. Es fehlt dann allerdings nach den Reifeteilungen den männlichen Eiern: aber es ist nichts gegen die Annahme einzuwenden, daß es seine Wirkung bereits während der Wachstumsperiode des Eies ausübt, somit sein Produkt, die spezifische Beschaffenheit des Ei-Protoplasmas, für jedes reife Ei identisch ist, genau wie man es mutatis mutandis für andere sichtbare spezifische Eibeschaffenheiten auch annehmen muß.

Was nun für die protoplasmatische Vererbung unmöglich ist, nämlich einen strikten genetischen Beweis zu erbringen, ist für das Y-Chromosom möglich, nachdem Bridges den Weg gezeigt hat¹⁾. Bridges bewies bei *Drosophila* das Vorkommen von „Nichtauseinanderweichen“ (non-disjunction) der Geschlechtschromosomen bei der Reifeteilung des heterozygoten Geschlechts. So kommen Gameten XY und O zustande. Ein Gamet XY mit X des homogameten Geschlechts gibt Individuen X X Y. Diese aber bilden meistens Gameten X und XY, aber auch einige XX und Y. Wenn nun geschlechtsbegrenzte Charaktere bekannt sind (die mit dem X-Chromosom vererbt werden), so läßt sich aus der Erbanalyse die Verteilung dieser Gameten beweisen, wie es Bridges so glänzend durchführte. In unserm Fall haben wir nun keine geschlechtsbegrenzten Mutationen: wir haben aber ein anderes Mittel solcher Analyse.

¹⁾ Bridges, C. B. Non-disjunction as proof of the Chromosome-theory of heredity. Genetics I, 1916.

Wir erinnern uns wieder an die „Extraweibchen“, die gelegentlich in Zuchten mit völliger Geschlechtsumkehr auftraten. In einem einzigen Fall waren es 9 auf einmal, sonst immer ein einziges, das als allerletztes Individuum ausschlüpfte. Wenn wir nach einer Erklärung für diese Ausnahmen suchen, so scheinen uns drei Möglichkeiten gegeben. (Wir erinnern uns, daß es sich um Kreuzungen schwach Weibchen \times stark Männchen, z. B. Schnei \times Ao handelte):

1. Es wäre möglich, daß sich gelegentlich ein paar Eier parthenogenetisch entwickeln. Wir haben an anderer Stelle einen solchen Fall vom Schwammspinner beschrieben¹⁾ und gezeigt, daß Weibchen und Männchen aus einer solchen Zucht entstehen. Bei der Kreuzung schwach ♀ \times stark ♂ wären also parthenogenetisch entstandene Weibchen reine Weibchen der schwachen Rasse. F₂ aus solchen Weibchen gezogen, müßte sich dann genau so verhalten wie die Rückkreuzung schwach \times (schwach \times stark), also ♂ (+ ♂) : ♀ = 3 : 1. Somatische Mendelcharaktere müßten spalten 1 : 1.

2. Es wäre möglich, daß „Nichtauseinanderweichen“ der Geschlechtschromosomen in der Spermatogenese vorkäme. Dann entstünden Spermatozoen XX und O. Die letzteren würden mit Eiern X, also Männcheiern die Kombination XO ergeben, also Weibchen, wenn die Entwicklung ohne Y-Chromosom möglich ist. In bezug auf Geschlechtsverhältnisse wären diese Weibchen identisch mit den schwachen Weibchen, aber somatisch wären sie Bastarde. F₂ hieraus müßte also ebenso sein wie im vorigen Fall; somatische Mendelcharaktere müßten aber im Verhältnis von 3 : 1 spalten.

Wenn wir die F₂-Zuchten, die aus zwei von den 9 Extraweibchen von Dd 1912 gewonnen waren, nämlich T 6 und T 8 analysieren, so ergeben sie:

Bezeichnung	Weibchen	Männchen
T 6 1913	58	147
T 8 1913	61	85

In beiden Fällen sind keine intersexuellen Tiere vorhanden. Dagegen zeigt die erstere Zucht das Verhältnis von 3 ♂ : 1 ♀. Warum aber die zweite nicht? Leider sind keine somatischen Charaktere vor-

¹⁾ Goldschmidt, R. On a case of facultative parthenogenesis etc. Biol. Bull. 32, 1917.

handen, die eine monohybride Spaltung zeigen, so daß auch dieser Punkt versagt. Eine Entscheidung ist also z. Z. unmöglich.

3. Es wäre möglich, daß „Nichtauseinanderweichen“ im heterozygoten Geschlecht gelegentlich vorkommt. Es würden also Eier XY und O gebildet. Ein Ei XY mit Sperma X befruchtet, gibt Männchen X X Y. Diese Männchen bilden meist Sperma X—XY, aber auch einige wenige Spermien XX und Y, analog dem Drosophila-fall.

Wenn nun unter der starken Rasse sich solche xxy-Männchen befinden, und sie zur Befruchtung benutzt werden, so sind folgende Möglichkeiten gegeben:

(Wir bezeichnen die Chromosomen der starken Rasse mit X_1 , Y_1 .)

1. Ei X mit Sperma $X_1 = \sigma XX_1$.
2. Ei X mit Sperma $X_1 Y_1 = \sigma XX_1 Y_1$.
3. Ei X mit Sperma $X_1 X_1 = \sigma XX_1 X_1$.
4. Ei X mit Sperma $Y_1 = \sigma XY_1$.
5. Ei Y mit Sperma $X_1 = \sigma$ (Geschlechtsumkehr YX_1)
6. Ei Y mit Sperma $X_1 Y_1 = \sigma$ (Geschlechtsumkehr $YY_1 X_1$).¹⁾
7. Ei Y mit Sperma $X_1 X_1 = \sigma X_1 X_1 Y$.
8. Ei Y mit Sperma $Y_1 =$ wohl unmöglich.

Nr. 4 wäre somit das Extraweibchen. Es ist nun klar, daß hier die Möglichkeit gegeben ist, zu entscheiden, ob F im Plasma vererbt wird oder im Y-Chromosom. Denn hier hätten wir ein Weibchen mit dem Plasma der schwachen Rasse dem X-Chromosom (Geschlechtsumkehr M) der schwachen Rasse, aber dem Y_1 -Chromosom der starken Rasse. Ist also \boxed{F} im Plasma, dann muß das Weibchen sich weiterhin verhalten wie jedes schwache Weibchen, also wie in Annahme 1 und 2. Ist aber \boxed{F} im Y-Chromosom, dann muß dieses Weibchen sich sexuell genau verhalten wie ein F_1 -Weibchen aus der reziproken Kreuzung stark $\sigma \times$ schwach σ , nämlich stark \boxed{F} mit schwach M. Somatisch aber wäre es in beiden Fällen ein Bastardweibchen.

Wir haben nun ein absolutes Kriterium für die Unterscheidung der F_2 -Generation (stark \times schwach)²⁾ bei den Rassen, die hier in Betracht kommen. Bei dieser Kombination tritt nämlich unfehlbar in F_2 männliche Intersexualität auf, falls es sich um starke japanische und schwache deutsche Rassen handelt, was bei der Rückkreuzung schwach \times (schwach \times stark) nie der Fall ist. Handelt es sich aber um Hokkaido-

¹⁾ Oder wären dies auch Weibchen, nämlich wenn Y noch nach der Befruchtung wirken könnte? Die letztere Annahme ist wohl unmöglich.

kreuzungen, dann ist für F_2 großer Weibchenüberschuß charakteristisch und gelegentlich auch das Auftreten eines intersexuellen Männchens. Die Situation ist also:

1. \boxed{F} im Plasma dann F_2 aus Extraweibchen = schwach \times (schwach \times stark).

2. \boxed{F} im Y-Chrom. dann F_2 aus Extraweibchen = (stark \times schwach)²

Wenn wir nun die Kreuzung, die die 9 Extraweibchen ergab, daraufhin betrachten, so ist es sicher, daß sie nicht dem zweiten Fall entspricht, denn keine intersexuellen Männchen sind in F_2 vorhanden, obwohl sie in F_2 der reziproken Kreuzung richtig da sind. Dieser Fall kann also unter irgend eine der drei Hauptmöglichkeiten fallen und ist deshalb weder positiv noch negativ zu verwerten. Wir sind ohnehin geneigt, ihn als etwas Besonderes zu behandeln, da ja sonst immer nur ein einziges, höchstens zwei Extraweibchen vorkamen. Von diesem letzteren typischen Fall besitzen wir nun nur eine F_2 -Zucht mit deutschen Rassen, die ja sehr schwer zu erhalten ist. Es ist die Zucht:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
W A 29	(Schnei \times Ao) Extraweibchen \times (Ao \times Schnei)	5	11	1

Hier tritt nun ein intersexuelles Männchen auf. Obwohl es nur eine Zucht ist, muß ihr trotzdem eine sehr große Bedeutung zuerkannt werden, da unter all den vielen Zuchten, die dieser Studie zugrunde liegen, nichts Vergleichbares vorgekommen ist. Um es deutlicher zu machen, stellen wir diese Zucht mit den (stark \times schwach)²-Zuchten zusammen, die im gleichen Jahrgang ausgeführt wurden:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
W A 28	(Ao \times Schnei) ²	4	16	2
W A 29	(Schnei \times Ao) \times (Ao \times Schnei)	5	11	1
W A 30	(Ao \times Schnei) \times (Schnei \times Ao)	2	1	1
W A 31	(Ogi \times Schnei) ²	5	9	1

Dies Resultat wird aber vollständig bestärkt durch die Ergebnisse an Extraweibchen, die aus der Kreuzung Hokkaido \times Tokyo hervor-

gegangen waren. Aus den beiden Extraweibchen von der oben genannten Zucht M 16,32 wurde F_2 gezogen. Das Resultat ist:

M 17,41	32 ♀	25 ♂
M 17,42	43 ♀	17 ♂
	75 ♀	42 ♂ = ca. 2 ♀ : 1 ♂

Dies ist ein typisches Resultat für $(Tok \times Hok)^2$ (das erst bei der männlichen Intersexualität erklärt wird), spricht also für die Lagerung von \boxed{F} im Y-Chromosom. Die daraus erhaltenen F_3 -Resultate sind noch bezeichnender. Unter der Annahme, daß \boxed{F} im Y-Chromosom gelagert ist, haben alle diese F_2 -Weibchen das starke \boxed{F} . Die Chromosomenbeschaffenheit aber ist:

1. ♀ mit schwach (Hok) X.
2. ♀ mit stark (Tok) X.
3. ♂ mit zwei schwachen (Hok) X.
4. ♂ mit einem schwachen (Hok) und einem starken (Tok) X.

F_3 kann also außer den genetischen Weibchen ergeben in verschiedenen Zuchten:

- a) Männchen schwach (Hok) schwach (Hok). Wir werden später sehen, daß diese alle in Weibchen umgewandelt werden.
- b) $\frac{1}{2}$ desgl., $\frac{1}{2}$ Männchen schwach-stark, also 3 ♀ : 1 ♂.
- c) alle Männchen stark-schwach. Das Geschlechtsverhältnis wird nicht beeinflußt.
- d) $\frac{1}{2}$ Männchen stark-stark, $\frac{1}{2}$ Männchen stark-schwach, ebenso.

Bei dem Typus b und c darf außerdem gelegentlich ein intersexuelles Männchen erscheinen. Die F_3 -Resultate aber sind:

Bezeichnung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
M 18,82	55	27	1
M 18,83	31	14	
M 18,84	34	31	
M 18,85	41	20	
M 18,86	21	21	

Es fehlt der Typus a, die anderen sind vertreten. Auch hier tritt wieder ein intersexuelles Männchen auf, das in den hunderten von Versuchen nie erschien, wenn nicht „starkes“ Plasma resp. Y-Chromosom vorlag (außer wenn eine südjapanische Rasse involviert war).

2. Anmerkung bei der Korrektur.

Wir sind in der angenehmen Lage festzustellen, daß sich in den oben S. 44 bereits erwähnten Arbeiten von Schweitzer wieder eine glänzende Bestätigung für die hier durchgeführte Analyse findet. Auch Schweitzer züchtete eine F_2 von einem Extraweibchen und erhielt aus 40 abgelegten Eiern 17 ♀, 18 ♂, 2 ♂ J. Also das gleiche Resultat wie wir. Dies spricht natürlich sehr dafür, daß es typisch ist, ferner, daß unsere Erklärung des Falles richtig ist, und schließlich, daß F im Y-Chromosom vererbt wird.

Wenn es auch besser ist, zunächst noch zurückhaltend zu sein, bis es uns gelungen ist, eine vollständige Analyse dieser Extraweibchen durchzuführen, so müssen wir doch gestehen, daß die Annahme, daß **F** im Y-Chromosom vererbt wird, uns im Augenblick mehr Aussicht zu haben scheint, und das, obwohl die plasmatische Vererbung uns theoretisch sympathischer wäre. (Natürlich könnte man auch eine analoge Erklärung mit Mutation in F durchführen. Dann bliebe aber die Spezifität des Resultats für die Schnei- und Hok-Kreuzungen unerklärt.)

Wenn nun die Erklärung der einzelnen Extraweibchen richtig ist, dann sollte man auch sonst vielleicht imstande sein, Spuren einer entsprechenden Abnormität der Befruchtung zu finden. Das würde bedeuten, daß in analoger Weise Extraweibchen auch bei anderen intersexuellen F_2 vorkommen sollten. Bei den niedersten Stufen der Intersexualität kommt dies tatsächlich vor, wie die dort genannten Zuchten mehrmals zeigen. Hier läßt sich aber nicht sagen, ob diese Weibchen nicht vereinzelte normale Minustiere sind. In den Stufen mittlere und starke Intersexualität ist aber bisher noch kein solcher Fall eingetreten. Es liegt aber noch eine zweite Möglichkeit vor, nämlich die Kreuzungen stark \times schwach. Wenn hier die schwache Rasse ein Y-Spermatozoon produzierte, so fände sich in F_1 ein Weibchen mit dem X der starken und dem Y der schwachen Rasse. Es wäre somit intersexuell und zwar müßte es den Intersexualitätstypus der reziproken Kreuzung zeigen. Wir besitzen einen einzigen Fall, der so erklärt werden kann und sonst jeder Erklärung spottet. Es ist:

T 20 Japonica X ♀ \times Japonica Br ♂
30 ♂ 46 ♀ 1 ♀ schwach I 1 ♀ stark I

Die Kreuzung dürfte nur normale Weibchen geben, während die reziproke Kreuzung (s. früher) schwach intersexuelle Weibchen gibt. Das eine Extraweibchen schwach I hat in der Tat genau diesen Typus, dagegen bleibt das zweite stark intersexuelle Weibchen zunächst unver-

ständig. Wir müssen also mit der definitiven Entscheidung des Falles auf weiteres Material warten.

Die zweite Frage, die wir uns vorgelegt hatten, war: Ist \boxed{F} ein richtiger Geschlechtsfaktor oder etwas anderes? Die Frage kann an dieser Stelle unserer Untersuchung noch nicht beantwortet werden. Es wäre ja denkbar, daß das, was die weibliche Differenzierung bewirkt, die übrige genotypische Beschaffenheit des Keimplasmas ist, die wir als homozygoten Faktor FF symbolisieren können. Was wir \boxed{F} nannten, wäre dann z. B. etwas, das die Wirkung von FF irgendwie quantitativ beeinflusst. Es ist klar, daß eine weitere Diskussion hierüber erst ausgeführt werden kann, wenn wir mit den entwicklungsphysiologischen Tatsachen bekannt geworden sind. Wir werden übrigens bei der männlichen Intersexualität dem gleichen Problem wieder begegnen.

6. Versuche über männliche Intersexualität.

Wir haben gesehen, daß eine Serie männlicher Intersexualität existiert, die, analog der weiblichen Serie, von einem normalen Männchen durch die Intersexualitätsstufen hindurch zur Geschlechtsumwandlung genetischer Männchen in Weibchen führt. Die Analyse dieses Phänomens gestaltet sich nun ungleich schwieriger als die der weiblichen Intersexualität und kann auch bis jetzt noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden. Wenn auch das Prinzip klar ist, so sind noch manche Einzelheiten zu klären, deren völlige Analyse hauptsächlich durch die verwickelten äußeren Umstände verhindert wurde, unter denen diese Untersuchung durchgeführt wurde.

Männliche Intersexualität wurde bisher auf drei verschiedene Arten erhalten, die getrennt besprochen werden sollen.

I. Erste Serie.

In dieser Serie handelt es sich um Kombinationen, die direkt denen gegenübergestellt werden können, in denen weibliche Intersexualität erzeugt wird. In den hier zu besprechenden Fällen ergibt die Kreuzung zweier japanischer Rassen in F_1 nur normale Weibchen und nur intersexuelle Männchen. Infolge eines eigenartigen Mißverständnisses ist diese Kreuzung nur zweimal ausgeführt.

Als ich 1914 in Tokyo arbeitete, berichtete mir Dr. Machida, Toyamas Assistent, daß er bei einer Kreuzung der einheimischen dispar-

Rasse mit einer Rasse von Hokkaido in einem Fall lauter intersexuelle Männchen neben normalen Weibchen erhalten hatte, und zeigte mir die betreffenden Stücke. Unter den vielen Kreuzungen zwischen verschiedenen japanischen Rassen, die ich damals ausführte, fand sich nun eine einzige, nämlich die zwischen Weibchen von Fukuoka auf der südlichen Insel Kiushiu und Männchen von der nördlichsten Insel Hokkaido, die genau dieses Resultat ergab. Da Dr. Machida die Absicht ausgesprochen hatte, den Fall weiter zu analysieren, so sah ich davon ab, das gleiche zu tun und benutzte die Kreuzungen zunächst nur zu anderen Zwecken, sowie zur entwicklungsphysiologischen Analyse. Nach mehrjähriger Arbeit entschloß sich dann Machida, die Arbeit aufzugeben, da die Analyse hoffnungslos erschien, und übergab mir sein Material, das sich nun hier eingereiht findet. Seine Stammbäume ergeben nun eine sehr einfache Lösung der Schwierigkeiten. Wir erinnern uns von früher, daß die Kreuzung der Tokyo-Rasse (unsere sind bezeichnet als Ogi und Saitama, beides nahe Tokyo) mit der Hokkaidorasse ergeben hatte: $\text{Tok } \text{♀} \times \text{Hok } \text{♂} = \text{beide Geschlechter normal}$; $\text{Hok } \text{♀} \times \text{Tok } \text{♂} = \text{nur Männchen (Geschlechtsumkehr)}$. Machida hatte nun mit 22 Einzelkreuzungen begonnen. Nur eine von diesen aber gab das obige Resultat in bezug auf männliche Intersexualität, alle anderen ergaben das Resultat, das wir eben als typisch bezeichneten. Und in den Wiederholungen des Versuchs in den kommenden Jahren blieb es so genau wie in unseren eigenen Zuchten. — (Die betreffenden Zuchten sind an ihrem richtigen Platz früher eingereiht mit der Initiale M). So kam es denn, daß eine Analyse jener männlichen Intersexualität unmöglich wurde, da bei der weiteren Arbeit in Wirklichkeit verwickelte Tripelkreuzungen vorlagen, oder aber Kreuzungen ganz anderer Art. Auf Grund unserer inzwischen ausgeführten Analyse ist es aber ohne weiteres möglich das Material zu entwirren. Tatsächlich stimmen die Resultate in jedem Punkt mit unseren überein, wenn die Nachkommen jener einzigen Linie M 8,13 von dem übrigen Material getrennt werden.

Es fragt sich nun, wie das Resultat jener einzigen Zucht zustande kam. Denn es ist von vornherein verdächtig, da bestimmte Rassenkreuzungen stets ein typisches Resultat ergeben. Wir vermuten folgende Erklärung: Machidas Material stammte teilweise aus dem Areal der landwirtschaftlichen Hochschule in Komaba. In den ausgedehnten Gründen dieser Anstalt sind aber botanische und forstliche Gärten eingeschlossen und damit die Möglichkeit gegeben, daß mit aus dem Süden

gebrachten Bäumen¹⁾ ein Gelege der südlichen Form eingeführt wurde, von der zufällig ein Weibchen verwandt wurde. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme wird dadurch erhöht, daß unter den zahlreichen Kreuzungen Machidas Hok ♀ × Tokyo ♂, die stets Geschlechtsumkehr ergibt, sich Fälle befinden aus dem gleichen Jahr 1913 (und nur diese zwei unter Dutzenden), in denen die Resultate waren:

Bezeichnung	Weibchen	Männchen	Männchen	Weibchen
M 6,13	9	42		
M 7,13	11	23		
	20	65	= 3	: 1

Dies Resultat wird aber erwartet, wenn das zur Kreuzung verwandte Tokyo-Männchen heterozygot war mit einer schwachen Rasse (s. o.) und die Rasse Fukuoka verhält sich tatsächlich in dieser Beziehung wie eine schwache Rasse. Nun wurden aber glücklicherweise Weibchen wie Männchen dieser beiden Kreuzungen weiter gekreuzt und die Resultate bewiesen mit absoluter Sicherheit, daß die Erklärung richtig ist.

Ist dem so, dann sind die Erwartungen für F_2 folgende: Plasma (oder Y-Chromosom) immer schwach. Wenn wir die südliche Rasse mit Fuk bezeichnen, haben alle F_1 -Weibchen das schwache x-Chromosom von Fuk. (Die mit Tok sind ja in Männchen umgewandelt.) Die F_1 -Männchen sind zur Hälfte schwach (Hok) — schwach (Fuk), zur anderen Hälfte schwach (Hok) — stark (Tok). Die F_2 -Erwartung ist also:

- wenn erstere Männchen befruchten: nur schwache X-Chromosomen, d. h. normales Geschlechtsverhältnis, das in allen weiteren Generationen bleibt.
- wenn die zweite Sorte befruchtet, $\frac{1}{2}$ Weibchen mit schwach X (Hok), $\frac{1}{2}$ mit stark X (Tok) = Geschlechtsumkehr, also wieder 3 ♂ : 1 ♀¹⁾.

¹⁾ Die Japaner sind bekanntlich Spezialisten im Transport ganzer Bäume.

Die F_2 -Resultate zeigen tatsächlich beide Typen:

Bezeichnung	Männchen	Weibchen
M 14,37	80	56 ¹⁾
M 14,38	31	48
M 14,50	78	35 ¹⁾
M 14,54	2	6
M 14,55	15	11
M 14,56	11	13
M 14,58	39	25
M 14,59	48	31
M 14,61	12	8

F_3 wurde aber nur aus Zuchten ohne starken Männchenüberschuß gewonnen. Das Sexualverhältnis bleibt entsprechend konstant, nämlich:

Bezeichnung	Männchen	Weibchen
F 3 M 15, 80—86	63	66
F 4 M 16, 78—83	54	46
F 5 M 17, 85—92	268	249
F 6 M 18, 104—107	134	138

Man vergleiche all dies mit den früher gegebenen Tatsachen um zu erkennen, daß die Interpretation das Richtige trifft.

Um also zu rekapitulieren: Sämtliche Kreuzungen der Tokyo- und verwandter Rassen mit der Hokkaidorasse geben das gleiche Resultat. Nur eine Ausnahme M 8,13 kam vor aus der Kreuzung Tok \times Hok und zwei M 6,13, M 7,13 aus der reziproken. Diese drei Ausnahmезuchten, die sich nie wiederholten, stammten von Individuen, die im Freien in einem landwirtschaftlichen Garten gleichzeitig gesammelt waren. Ihr Verhalten war genau das wie bei der Kreuzung Fuk \times Hok zu erwartende und wenn ihre Nachkommen aus den Stammbäumen herausgenommen werden, so bleiben alle weiteren Generationen den Erwartungen treu. Sie sind also im Folgenden mit der Fukuokarasse zusammen behandelt.

Es braucht wohl kaum noch hinzugefügt zu werden, daß es für die genetische Analyse bedeutungslos ist, ob diese Interpretation von Machidas Ausnahmefall richtig ist oder nicht. Denn wenn es sich nicht

¹⁾ s. frühere Erörterungen über dieses Zahlenverhältnis.

um ein Individuum einer eingeführten Rasse handelt, dann lag eben ein mutiertes Individuum vor, was genetisch auf das Gleiche hinauskommt. Die Tatsachen dieser Serien sind nun die folgenden:

A. Weibchen vom Typus der Fukuoka-Rasse gekreuzt mit Männchen von Hokkaido ergeben in F_1 nur normale Weibchen und intersexuelle Männchen. Die Weibchen sind beträchtlich in der Überzahl. Die intersexuellen Männchen zeigen eine außerordentliche Variabilität von normalen Männchen als Minusindividuen bis hinauf zu starker Intersexualität. Die Mehrzahl gehört letzterer Kategorie an.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Inters. Männchen	Männchen
V A 44	Fuk \times Hok	37	18	1
M 8,13	Fuk (Tokyo?) \times Hok . .	177	82	

Der Typus und die Variabilität der Männchen ergibt sich aus der Taf. 10 Fig. 161—167. Ihre anatomische Analyse ist im entwicklungsphysiologischen Teil gegeben. Das eine normale Männchen fassen wir als ein extremes Minusindividuum der Variationsreihe auf. Das Maß der Variabilität ist ein außerordentlich hohes, viel größer als in den Fällen weiblicher Intersexualität. Nur die Minusindividuen unter den intersexuellen Männchen sind fruchtbar und liefern Nachkommenschaft, was die weitere Analyse sehr erschwert.

B. Die reziproke Kreuzung Hok $\text{♀} \times$ Fuk ♂ ist normal.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V A 43	Hok \times Fuk	39	85
V A 52	Hok \times Fuk	12	15
V B 55	Hok \times Fuk	23	24
V B 56	Hok \times Fuk	34	49
Summa		108	173

Da die Rasse Hokkaido mit Männchen der starken Rassen gekreuzt stets irgendeine Form weiblicher Intersexualität erzeugt, so folgt aus diesem Resultat, daß die Rasse Fukuoka, ebenso wie die früher besprochenen süd-japanischen Rassen Kumamoto, Kyoto, zu den „schwachen“ Rassen gehört. Die zur weiteren Kontrolle benötigten F_2 - und Rückkreuzungen hieraus fehlen bei mir; Machidas Zuchten können aber nicht

direkt benutzt werden, da in dieser Kombination die Tokyorasse involviert ist. Wird dem Rechnung getragen, dann stimmen sie mit den Erwartungen, wie bereits gezeigt, überein.

C) Die Rasse Fukuoka gibt, wenn mit der schwachen deutschen Rasse Schneidemühl (die sich in Bezug auf weibliche Intersexualität wie Hokkaido verhält) gekreuzt, nur normale Nachkommenschaft. Das Resultat A ist also spezifisch für die Rasse Hokkaido.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V A 9	Schnei × Fuk	67	113
V A 27	Schnei × Fuk	15	20
V B 34	Schnei × Fuk	53	78
V B 42	Schnei × Fuk	51	86
V A 10	Fuk × Schnei	9	33
V B 35	Fuk × Schnei	43	46
W A 8	(Schnei × Fuk) ²	1	5
W A 10	(Schnei × Fuk) × (Fuk × Schnei) .	3	2
W A 11	(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk) .	5	2
Summa		247	285

D. F₂ aus Fuk × Hok mit intersexuellen F₁-Männchen ergibt wieder normale Weibchen und intersexuelle Männchen, mit noch stärkerem Überwiegen der Weibchen.

Es liegen nur wenige dieser schwer zu erhaltenden Zuchten vor; die aber später durch die Tripelkreuzungen ergänzt werden:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Intersexuelle Männchen
M 60, 14	(Fuk (Tokyo?) × Hok) ²	19	3
M 41, 14	(Fuk (Tokyo?) × Hok) × (Hok × Fuk)	96	1
Y A 51	(Fuk. × Hok) × (Hok × Fuk)	2	
Summa		117	4

Dazu kommen zwei kleine F₃-Zuchten aus der oben genannten F₂ M 60, 14, nämlich:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen
M 77, 15	(Fuk (Tokyo?) × Hok) ³	6
M 78, 15	(Fuk (Tokyo?) × Hok) ⁵	2

E. Die Rückkreuzung von F₁-Weibchen Fuk \times Hok mit Männchen der Hokkaidorasse ergibt nur Weibchen.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen
M 16, 14	(Fuk (Tokyo?) \times Hok) \times Hok	49
M 35, 14	(Fuk (Tokyo?) \times Hok) \times Hok	34

Dies Resultat wird später durch die komplexen Kreuzungen bestätigt.

F. F₂- oder Rückkreuzungen von intersexuellen Männchen von F₁ Fuk \times Hok mit Weibchen der Hokkaidorasse oder solchen, deren Mutter dieser Rasse angehörte, ergibt nur normale Nachkommenschaft.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
M 20, 14	Hok \times (Fuk \times Hok)	20	43
M 40, 14	(Hok \times Tokyo) \times (Fuk \times Hok) . . .	59	49
M 42, 14	(Hok \times Tokyo) \times (Fuk \times Hok) . . .	37	36
M 66, 14	(Hok \times Tokyo) \times (Fuk \times Hok) . . .	44	63
Summa		160	191

In all diesen Fällen war der Vater ein intersexuelles Männchen von M 8, 13 (s. unter A.).

G. Betrachten wir diese Resultate ganz allgemein unter Anwendung der Gesichtspunkte, die sich bei der Analyse der weiblichen Intersexualität ergeben hatten, so zeigen sich ohne weiteres folgende Punkte völlig klar. Männliche Intersexualität tritt in dieser Serie nur auf, wenn die Mutter oder mütterliche Großmutter der Fukuokarasse angehört, oder mit anderen Worten, wenn das zum Männchen sich entwickelnde Ei Fukuoka-Protoplasma besitzt und dieses sich mit einem Hokkaido-Geschlechtschromosom kombiniert, neben einem Fukuoka-Geschlechtschromosom. Wenn aber Fukuoka-Plasma mit zwei Hokkaidochromosomen kombiniert ist, werden sämtliche genetische Männchen in Weibchen verwandelt. Von dem Versuch einer Erklärung dieser Regel sehen wir zunächst ab. Tatsächlich hatten wir diese Regel bereits als Notwendigkeit aus der Tatsache der F₁-Intersexualität im Vergleich mit weiblicher Intersexualität abgeleitet, bevor wir Machidas sie bestätigende

Resultate erhielten¹⁾. Die folgenden Versuche hatten die schönste Bestätigung ergeben:

Im Jahre 1916 ergab sich die Notwendigkeit, einige ergänzende morphologische Untersuchungen an stark intersexuellen Männchen auszuführen. Unglücklicherweise war aber die Rasse Fukuoka, die sie liefern mußte, wenn mit Hokkaidomännchen gekreuzt, ausgestorben. Wir fühlten uns aber völlig sicher, daß sie erhalten werden können, wenn irgend welche Weibchen, die in der mütterlichen Linie von Fukuoka abstammen, mit Männchen gekreuzt würden, die ein Hokkaido-geschlechtschromosom enthalten. Ferner erwarteten wir, daß eine Kombination solcher Weibchen mit Männchen, derart, daß die resultierenden Männchen nur zwei Hokkaidogeschlechtschromosomen bekommen konnten, ausschließlich Weibchen liefern durfte. Beide Erwartungen wurden vollauf bestätigt, wie die folgenden Ergebnisse zeigen:

Y A 50 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × Hok 4 ♀ 6 ♂ I

Von 30 Ausgangstieren dieser Zucht, die in Einzelgläsern gehalten wurden, starben 20 an Polyederkrankheit. Die übrigen ergaben das erwartete Resultat, da bei den Männchen Fukuoka-Protoplasma mit einem Hokkaido-X-Chromosom kombiniert wurde. Das andere X-Chromosom konnte Schnei oder Fuk sein.

Y A 51 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × [(Schnei × Ho) × (Ho × Schnei)] 7 ♀ 11 ♂ I 3 ♂ (Sterblichkeit 9)

Dazu noch aus dem nicht individuellen Rest der Zucht

	14 ♀	2 ♂	13 ♂ I
zusammen	21 ♀	5 ♂	24 ♂ I

Das Protoplasma war Fukuoka. Die Geschlechtschromosomen der Männchen waren von mütterlicher Seite entweder Fuk oder Schnei und dazu von väterlicher Seite entweder ein Hokkaido oder zur Hälfte ein Hokkaido-, zur Hälfte ein Schneidemühl-Chromosom. Unter allen Umständen mußte Fukuoka-Plasma mit einem Hokkaido-Chromosom vorkommen und die stark intersexuellen Männchen liefern. Die Erklärung für die normalen Männchen kann erst später gegeben werden.

Drei weitere Kreuzungen dieser Art gaben die erwarteten intersexuellen Männchen; sie können aber erst später analysiert werden. Es sind:

¹⁾ Machidas Bericht erhielten wir im Februar 1918. Die hier zu besprechenden Kreuzungen wurden 1916 angesetzt.

Y A 52 [(Fuk \times Schnei) \times (Schnei \times Fuk)] \times (Hok \times Kum)²

Y A 57 [(Fuk \times Hok) \times (Hok \times Fuk)] \times [(Hok \times Kum)²]

Y A 58 [(Fuk \times Hok) \times Hok] \times [(Hok \times Kum)²]

Nur in einer solchen Kreuzung war dann die Möglichkeit gegeben, daß Fukuoka-Protoplasma mit zwei Hokkaido-Geschlechtschromosomen sich kombiniert. Dies ist:

Y A 56 [(Fuk \times Hok) \times (Hok \times Fuk)] \times Hok

Nur zwei Möglichkeiten sind für die Männchen gegeben: Fukuoka-Protoplasma mit Hok + Fuk oder mit Hok + Hok Geschlechtschromosomen. Ersteres wäre dem F₁-Resultat gleich, letzteres der früher genannten Rückkreuzung und dürfte nur Weibchen liefern. Das befruchtete Weibchen war winzig klein und nur 14 Eier wurden erhalten und sorgsam einzeln gepflegt. 3 Raupen starben und 11 Weibchen schlüpften. Von den gestorbenen Raupen war eine mit Sicherheit weiblich.

Wir werden auf diese Zuchten zurückzukommen haben, wenn alle Tatsachen über männliche Intersexualität verzeichnet sind und bemerken nur, daß auch die von Herrn Machida unwissentlich ausgeführten Tripelkreuzungen auf das genaueste mit den Erwartungen übereinstimmen.

In dieser Serie wurde das F₁-Resultat nur erhalten, wenn der Vater der Hokkaidorasse angehörte, nicht aber, wenn er den deutschen Rassen angehörte, wofür die Belege sich in früheren Tabellen finden. Herr Dr. Lenz-München teilt mir nun brieflich mit, daß er eine japonica-Rasse unbekannter Herkunft hatte, die das gleiche Resultat, also alle Männchen stark intersexuell in F₁ mit deutschen dispar-♂ ergibt. F₂ aber spaltet in ♂♂ stark I, ♂♂ schwach I und normale ♂♂. Leider wurde der bemerkenswerte Fall nicht weiter analysiert und die japanische Rasse nicht weiter gezüchtet. Es muß hier eine hochinteressante japanische Rasse vorgelegen haben, deren Analyse vielleicht manchen wichtigen Aufschluß über die männliche Intersexualität hätte geben können. Da wir aber durch die Güte von Dr. Lenz F₂ dieser Kreuzung in mütterlicher Linie besitzen, kann vielleicht die Analyse doch noch nachgetragen werden.

3. Anmerkung bei der Korrektur.

Inzwischen ist der gleiche Fall wie der von Lenz auch veröffentlicht worden von L. Christeller in Schrift d. physik.-ökonomischen Ges. Königsberg 59, 1918. Er berichtet nur über je eine F₁- und F₂-Zucht, in der „die überwiegende Zahl“ von Männchen intersexuell war. Leider wurde auch hier die Durchführung einer genetischen Analyse versäumt.

II. Zweite Serie.

Die typischste Form des Auftretens männlicher Intersexualität ist, wie bereits in früheren Veröffentlichungen diskutiert, das Erscheinen eines gewissen Prozentsatzes von Männchen beginnender bis schwacher Intersexualität in F_2 und bestimmten Rückkreuzungen aus der Kreuzung von „starken“ japanischen Rassen mit „schwachen“ europäischen. Von diesem Phänomen sei jetzt die Rede.

A. In F_2 aus der Kreuzung von Weibchen starker japanischer Rassen mit Männchen europäischer Rassen ist stets ein gewisser Prozentsatz der Männchen mäßig intersexuell.

Es ist dies also eine F_2 -Generation aus der reziproken Kreuzung von der, die die höheren Stufen weiblicher Intersexualität geliefert hatte. Von dieser Regel wurde bis jetzt keine Ausnahme gefunden, wie der Vergleich der folgenden Daten mit den S. 33ff. gegebenen beweist.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
T 7	(Jap X × Schles) ²	108	69	8
T 4	(Jap X × Schles) × (Schles × Jap X)	96	75	12
W A 28	(Ao × Schnei) ²	4	13	1
W A 28a	(Ao × Schnei) ²	—	3	1
W A 30	(Ao × Schnei) × (Schnei × Ao) . .	2	1	1
W A 31	(Ogi × Schnei) ²	4	9	1
X B 38	(Ao × Stutt) ²	56	44	16
X B 41	(Gif I × Fiu) ²	52	19	4
Y B 11	(Gif II × Berl) ²	42	53	5
Y B 12	(Ogi × Berl) ²	37	24	15
Y B 13	(Ogi × Berl) ²	10	12	4
Y B 53	(Ogi × Fiu) ²	11	6	—
Y B 54	(Ogi × Fiu) ²	35	15	5
		457	343	73

Dazu kommen drei kleine Zuchten der gleichen Art, in denen keine intersexuellen Männchen auftraten; es ist aber wohl ein Zufall im Zusammenhang mit geringen Zahlen, da die gleichen Zuchten auch in obiger Liste vertreten sind:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W A 38	(Gif I × Fiu) ²	6	14
W A 39	(Gif I × Fiu) × (Fiu × Gif I)	4	1
W A 32	(Ogi × Schnei) × (Schnei × Ogi) . . .	2	4

B. In F_3 , F_4 usw. aus derartigen Zuchten treten in den meisten Einzelzuchten wieder intersexuelle Männchen auf, in anderen fehlen sie jedoch.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
U_1	(Jap X \times Schles) ³	4	2	1
U_2	(Jap X \times Schles) ³	7	4	1
U_3	(Jap X \times Schles) ³	12	12	—
U_4	(Jap X \times Schles) ³	5	1	—
U_5	(Jap X \times Schles) ³	29	11	1
U_6	(Jap X \times Schles) ³	26	12	—
VB 11	(Jap X \times Schles) ⁴ aus U_6	18	37	—
WB 43	(Jap X \times Schles) ⁵ aus VB 11	21	6	4
WB 44	(Jap X \times Schles) ⁵	40	36	5
WB 45	(Jap X \times Schles) ⁵	48	29	4
WB 47	(Jap X \times Schles) ⁵	17	15	1
XB 46	(Jap X \times Schles) ⁶ aus VB 43	13	13	4
XB 47	(Jap X \times Schles) ⁶ aus VB 44	18	19	1
XB 48	(Jap X \times Schles) ⁶ aus VB 45	17	5	4
XB 49	(Jap X \times Schles) ⁶ aus VB 47	3	3	—
XB 50	(Jap X \times Schles) ⁶ aus VB 43	67	21	7
XB 51	(Jap X \times Schles) ⁶ aus VB 45	20	22	—
XB 53	(Jap X \times Schles) ⁶ aus VB 45	38	33	—
YB 38	(Jap X \times Schles) ⁷	5	3	—
YB 41	(Jap X \times Schles) ⁷	25	9	6
YB 42	(Jap X \times Schles) ⁷	3	3	—
YB 43	(Jap X \times Schles) ⁷	29	18	1
YB 44	(Jap X \times Schles) ⁷	10	3	4
YB 45	(Jap X \times Schles) ⁷	4	2	—
YB 46	(Jap X \times Schles) ⁷	52	11	12
YB 47	(Jap X \times Schles) ⁷	17	9	—
YB 48	(Jap X \times Schles) ⁷	22	1	9
ZB 17	(Jap X \times Schles) ⁸	84	51	29
ZB 14	(Jap X \times Schles) ⁸	82	29	7
ZB 15	(Jap X \times Schles) ⁸	14	10	1

Hier sollten auch noch die früher erklärten Inzuchten der Brakeschen japonica gesetzt werden:

VB 2	8 ♀	3 ♂	2 ♂ i
WB 46	19 ♀	22 ♂	4 ♂ i

C. Rückkreuzungen von Weibchen der Kombination stark \times schwach mit schwachen Männchen, also (stark \times schwach) \times schwach, geben das gleiche Resultat wie F_2 , also einen Prozentsatz von intersexuellen Männchen.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
X B 14	(Ao \times Stutt) \times Stutt	63	52	10
X B 22	(Gif II \times Berl) \times Berl	25	12	30
Y B 26	(Ogi \times Berl) \times Berl	39	33	11
X B 32	(Gif II \times Fiu) \times Fiu	53	—	—

Bei der letzten, nur Weibchen ergebenden Zucht kommt die höchste Stufe männlicher Intersexualität, die Geschlechtsumwandlung in Betracht, wie später erörtert wird.

D. Andere Rückkreuzungen, in denen der Bastard stark ♀ \times schwach ♂ als Vater oder Mutter dient, liefern keine intersexuellen Männchen.

Die Kombinationen dieser Art sind leider bis jetzt noch recht unvollständig.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W A 71	(Gif \times Fiu) \times Gif	1	2
X B 21	Ao \times (Ao \times Schnei)	43	31
W B 21	Schnei \times (Ogi \times Schnei)	16	38
X B 16	Fiu \times (Gif I \times Fiu)	30(i)	60

E. Irgendwelche anderen Kombinationen zwischen einer starken und einer schwachen Rasse liefern nie intersexuelle Männchen.

Viele früher gegebenen Tabellen demonstrieren diese Tatsache.

F. Wie bei den Resultaten der ersten Serie, so finden wir auch hier wieder, daß die schwache Rasse Hokkaido sich anders verhält, als die schwachen europäischen Rassen, (obwohl sie in bezug auf weibliche Intersexualität sich gleich verhalten), nämlich:

a) F_2 aus einem Weibchen starker japanischer Rasse \times Männchen Hokkaido gibt typischerweise keine männliche Intersexualität. Dagegen zeigt sich in dieser F_2 ein auffallender Überschuß an Weibchen.

Wir erinnern daran, daß die Kreuzung Aomori ♀ × Hokkaido ♂ sichtlich unmöglich ist. F₂ aus Gifu × Hok fehlt bis jetzt noch.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W A 52	(Ogi × Hok) ²	12	7
W A 53	(Ogi × Hok) × (Hok × Ogi) . .	5	4
M 14	(Tok × Hok) ²	173	96
M 16	(Tok × Hok) ²	110	25
M 17	(Tok × Hok) ²	357	94 { (incl. ♂ I s. später)
M 18	(Tok × Hok) ²	468	140
M 14	(Tok × Hok) × (Hok × Tok) . .	167	75
M 16	(Tok × Hok) × (Hok × Tok) . .	126	45
M 17	(Tok × Hok) × (Hok × Tok) . .	572	254 { (incl. ♂ I s. später)
M 18	(Tok × Hok) × (Hok × Tok) . .	41	15
Summa		2031	757

Also sehr nahe einem Verhältnis von 3 Weibchen:1 Männchen.

b) In F₃-F_n aus der Kreuzung (Tok × Hok)ⁿ erscheinen Zuchten mit normalem Geschlechtsverhältnis und solche mit ♀:♂ = 3:1.

25 Einzelzuchten F₃₋₆ 566 Weibchen:480 Männchen

14 Einzelzuchten F₃₋₆ 495 Weibchen:156 Männchen

c. Die Rückkreuzung (Tok ♀ × Ho ♂) × Ho ♂ liefert ausschließlich Weibchen, aber in einigen Zuchten auch einige wenige Extramännchen. (Genau wie die parallele Fuk × Hok und Gif × Fiu-Kombination).

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
M 22, 14	(Tok × Ho) × Ho	38	—
M 60, 16	(Tok × Ho) × Ho	52	—
M 61, 16	(Tok × Ho) × Ho	27	—
M 17, 14	(Tok × Ho) × Ho	33	4
M 34, 14	(Tok × Ho) × Ho	61	4
M 59, 16	(Tok × Ho) × Ho	31	3
M 103, 17	(Tok × Ho) × Ho	55	1
M 102, 17	(Tok × Ho) × Ho	75	15 ¹⁾

¹⁾ Diese Zucht ist verdächtig, da bereits F₁ einen ungewöhnlichen Weibchenüberschuß zeigte.

d) alle anderen Kombinationen der beiden Rassen liefern keine Resultate, die mit der männlichen Intersexualität zutun haben.

Das Material findet sich bei den Tabellen im Kapitel Weibliche Intersexualität.

e) Als gelegentliche Ausnahme kommt es vor, daß in der Kreuzung Tokyo ♀ × Hokkaido ♂ bereits in F₁ vereinzelte intersexuelle Männchen gerade beginnender Intersexualität auftreten. In diesem Falle erscheinen sie auch in F₂ wieder neben der Erscheinung der besonders hohen Weibchenzahl.

Dies war der Fall in 3 von 27 Kreuzungen dieser Art, die Herr Machida ausführte.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
M 45, 16	Tok × Ho	33	9	1
M 46, 16	Tok × Ho	20	21	1
M 68, 18	Tok × Ho	105	73	2

F₂ aus den beiden ersteren:

M 50, 51, 17	(Tok × Ho) ²	64	24	1
M 52, 17	(Tok × Ho) ²	67	15	3

f) In einer anderen Kreuzung vom Typus stark × schwach erschien in F₁ bereits ein einzelnes intersexuelles Männchen gerade beginnender Intersexualität.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
Dh 1912	Jap Y × Rheinld.	51	39	1

G. Wenn wir die Tatsachen der zweiten Serie wieder auf eine möglichst allgemeine Form bringen, können wir sagen:

1. Männliche Intersexualität erscheint nur, wenn die mütterliche Linie einer der „starken“ Rassen angehört. Die beiden scheinbaren Ausnahmen in der Nachkommenschaft der Extraweibchen aus Schnei × Ao und Hok × Tok wurde bereits früher analysiert.

2. Wenn sich mit diesem „starken Protoplasma“ einer der Geschlechtsfaktoren einer europäischen Rasse in F₁ oder Rückkreuzung kombiniert neben einem Faktor der starken Rasse, (Schema: Protoplasma

stark, Geschlechtsfaktoren stark—schwach) entstehen normale Männchen (s. Ausnahmen d, e,).

3. Wenn sich mit dem starken Protoplasma in F_2 oder Rückkreuzung zwei Geschlechtsfaktoren der schwachen Rasse kombinieren, (Schema: „Protoplasma“ stark, Geschlechtsfaktoren schwach—schwach) werden alle genetischen Männchen in Weibchen verwandelt. (Neben einigen „Extraweibchen“.)

4. Wenn die gleiche Kombination wie in Nr. 2 in F_2 auftritt, wird ein bestimmter Prozentsatz von Männchen intersexuell. Das deutet darauf, daß hierfür die Rekombination eines oder mehrerer Mendelfaktoren notwendig ist.

5. Alle diese Punkte mit Ausnahme des letzten gelten auch für die Kreuzungen mit der Hokkaidorasse, die, wie gesagt, in F_2 keine intersexuellen Männchen ergeben. Sie zeigen ferner die unter d) genannten Ausnahmen.

III. Dritte Serie.

Hierher gehören ein paar sehr unvollständige Beobachtungen über das Auftreten männlicher Intersexualität nach Kreuzung zweier schwacher Rassen. Das erste ist die Kreuzung:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
V A 20	Kyoto ♀ × Schneidemühl ♂ . . .	25	33	1

Die reziproke Kreuzung ist normal. Das eine Männchen zeigt die erste Stufe gerade beginnender Intersexualität. Das Resultat ist kein zufälliges, wie die F_2 -Generation hieraus zeigt:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
W A 27	(Kyo × Schnei) × (Schnei × Kyo) .	8	10	3

Es zeigt sich damit, daß diese Kreuzungen sich genau so verhalten wie die oben besprochenen „Ausnahmeresultate“ der Kreuzung Tokyo × Hokkaido. Die Parallele erstreckt sich auch auf die Vergrößerung der Zahl der intersexuellen Männchen in F_2 . Es sei hier noch bemerkt, daß die Rasse Kyoto den „schwachen“ süd-japanischen Rassen angehört, zu denen auch Fukuoka gehört, also den stärksten schwachen.

Der zweite hierher gehörige Befund betrifft eine Kreuzung der südeuropäischen Fiumerasse mit Hokkaido. Während alle sonstigen Kombinationen, wie erwartet, normal sind, findet sich das unerwartete Resultat:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
X B 36	(Fiu \times Hok) ²	15	5	1

also ein Ergebnis, wie es für (stark \times schwach)² typisch ist. Der erste Gedanke ist der einer Verwechslung. Aber da folgt die Zucht:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
X B 35	(Fiu \times Hok) \times Hok	33	7

was auch außergewöhnlich ist. Der Gegenstand bedarf daher der Aufklärung.

Der dritte Fall betrifft die Kreuzung Kumamoto \times Hokkaido, für die alles zum ersten Fall Gesagte zutrifft.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
V A 37	Kum \times Hok	23	32	2

Kumamoto gehört mit Kyoto und Fukuoka zu den auch sonst (Raupen) scharf charakterisierten süd-japanischen Rassen, die hiermit eine wichtige Gemeinschaft kundtun. Daß die genannten Resultate kein Zufall sind, sondern daß hier eine noch zu analysierende typische Erscheinung vorliegt, zeigt weiterhin die unter ihresgleichen einzig dastehende Zucht:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
Y B 7	(Kum \times Berl) ²	30	27	1

F₁ wie drei weitere F₂ waren normal.

IV. Genetische Analyse.

Die Tatsachen über männliche Intersexualität, wenigstens soweit sie bisher eruiert werden konnten, setzen zweifellos der Analyse größere Schwierigkeiten entgegen als die Verhältnisse der weiblichen Intersexualität. Bei mehreren früheren Publikationen haben wir Interpretationen gegeben, die dann bei weiterer Erkenntnis modifiziert werden mußten, obwohl das Erklärungsprinzip bisher sich bewährte. So glauben wir denn auch, daß die folgenden Ausführungen durch weitere Erkenntnis abgeändert werden mögen.

Der durchsichtigste Fall ist zweifellos in den Tatsachen gegeben, die als zweite Serie aufgeführt wurden, da sich hier die männliche Intersexualität als reziproke Erscheinung zur weiblichen Intersexualität verhält: Europäer schwach \times Japaner stark gibt weibliche Intersexualität in F_1 . Japaner stark \times Europäer schwach gibt männliche Intersexualität in F_2 . In beiden Fällen ist die Intersexualität, wie wir sahen, an das Verhältnis der mütterlichen Linie, also des Protoplasmas des Eis oder des Y-Chromosoms, zu den Geschlechtschromosomen geknüpft. Wenn wir nun die früher durchgeführten Vorstellungen über die Valenz der Faktoren auf diesen Fall übertragen, so sehen wir zunächst, daß er sich im Prinzip (also von Einzelheiten abgesehen) auf der gleichen Basis erklären läßt. Wir verweisen auf die obigen Ausführungen in bezug auf weibliche Intersexualität und wenden sie nun auf die reziproke Kreuzung stark \times schwach an, indem wir wieder ähnliche symbolische Werte für die Valenzen der Faktoren benutzen:

Die Kreuzung schwach \times stark war eine derartige (etwa Schnei \times Ao oder Schles \times Jap x, oder Hok \times Tok), daß F_1 völlige oder fast völlige Geschlechtsumwandlung der Weibchen bedingte; sie kann daher unter Benutzung der Valenzwerte folgendermaßen symbolisiert werden:

$$\begin{array}{rcccl}
 & \text{schwaches Weibchen} & \times & \text{starkes Männchen} & \\
 P & \boxed{F} M m & & \boxed{F_a} M_a M_a & \\
 & 100 \ 60 & & 160 \ 130 \ 130 & \\
 F_1 & \boxed{F} M_a m & + & \boxed{F} M_a M & \\
 & 100 \ 130 & & 100 \ 130 \ 60 & \\
 \text{Geschlechtsumkehr } \sigma^7 & & & \sigma^7 & \\
 & (\text{genetisch } \varphi) & & &
 \end{array}$$

Ersteres ist ein in ein Männchen umgewandeltes genetisches Weibchen, da $e = 100 - 130 = -30$ zu Gunsten von M. Letzteres ist ein normales Männchen. Nun die reziproke Kreuzung:

P starkes Weibchen \times schwaches Männchen

$$\begin{array}{rcl}
 \boxed{F_a} M_a m & & \boxed{F} M M \\
 160 \quad 130 & & 100 \quad 60 \quad 60 \\
 F_1 \boxed{F_a} M m & + & \boxed{F_a} M_a M \\
 \underbrace{160 \quad 60} & & \underbrace{160 \quad 130 \quad 60}
 \end{array}$$

Das sind normale Weibchen und Männchen.

$$\begin{array}{rcl}
 F_2 \quad a) \boxed{F_a} M_a m = \varnothing & & a) \boxed{F_a} M M_a = \sigma \\
 160 \quad 130 & & 160 \quad 60 \quad 130 \\
 b) \boxed{F_a} M m = \varnothing & + & b) \boxed{F_a} M M = \varnothing \text{ aus genet. } \sigma \\
 160 \quad 60 & & 160 \quad 60 \quad 60
 \end{array}$$

Die Hälfte der genetischen Männchen ist in Weibchen umgewandelt, da $e = 160 - 120 = +40$ zu Gunsten von F. Die Rückkreuzung (stark \times schwach) \times schwach ergibt:

$$\begin{array}{rcl}
 P \quad F_1 \varnothing (\text{stark} \times \text{schwach}) \times \text{schwaches } \sigma & & \\
 \boxed{F_a} M m & \times & \boxed{F} M M \\
 160 \quad 60 & & 100 \quad 60 \quad 60 \\
 F_2 \boxed{F_a} M m = \varnothing & + & \boxed{F_a} M M = \varnothing \text{ aus genet. } \sigma \\
 160 \quad 60 & & 160 \quad 60 \quad 60
 \end{array}$$

Nur Weibchen sollten aus dieser Rückkreuzung entstehen. Keine andere Rückkreuzungskombination kann dies ergeben, da nur bei dieser zwei schwache Faktoren $M M$ mit dem starken Plasma $\boxed{F_a}$ sich verbinden.

Zur Erleichterung für das Folgende sei hier nun eine Tabelle der typischen Resultate für männliche Intersexualität eingeschaltet (die 50% genetischen Weibchen sind weggelassen):

1. Fukuoka-Hokkaido-Kreuzungen:

Kreuzung	Resultat	Plasma (Y)	Die zwei X-Chromosomen der genet. Männchen
$F_1 \text{ Fuk} \times \text{Hok}$	alle σ I	Fuk	Fuk und Hok
$F_1 \text{ Hok} \times \text{Fuk}$	normal	Hok	Fuk und Hok
$F_2 (\text{Fuk} \times \text{Hok})^2$	σ I u. Geschlechts- umwandlung	Fuk	$\frac{1}{2}$ Fuk u. Hok $\frac{1}{2}$ Hok u. Hok
$F_2 (\text{Hok} \times \text{Fuk})^2$	normal	Hok	$\frac{1}{2}$ Fuk u. Hok $\frac{1}{2}$ Fuk u. Fuk
$F_2 (\text{Fuk} \times \text{Hok}) \times \text{Hok}$. .	nur \varnothing , alle σ um- gewandelt	Fuk	Hok u. Hok

2. Starke Japaner- und Fiume-Kreuzungen:

Kreuzung	Resultat	Plasma (Y)	Die zwei X-Chromosomen der genet. Männchen
F ₁ stark × Fiu	normal	stark	stark u. Fiu
F ₁ Fiu × stark	normal (aber ♀ I)	Fiu	stark u. Fiu
F ₂ (stark × Fiu) ²	♂, ♂ I und Geschlechtsumwandl. (3 ♀ : 1 ♂ + ♂ I)	stark	1/2 stark u. Fiu 1/2 Fiu u. Fiu
F ₂ (stark × Fiu) × Fiu . . .	Geschlechtsumwandl. (Nur ♀)	stark	Fiu u. Fiu

3. Starke Japaner- und Hokkaido-Kreuzungen:

Kreuzung	Resultat	Plasma (Y)	Die zwei X-Chromosomen der genet. Männchen
F ₁ Hok × stark	normal (aber ♀ I)	Hok	Hok u. stark
F ₁ stark × Hok	normal	stark	Hok u. stark
F ₂ (stark × Hok) ²	normale ♂ u. Geschlechtsumwandl. (♀ : ♂ = 3 : 1)	stark	1/2 Hok u. stark 1/2 Hok u. Hok
F ₂ (stark × Hok) × Hok . . .	Geschlechtsumwandl. (nur ♀)	stark	Hok u. Hok

4. Starke Japaner- und andere Europäer-Kreuzungen:

Kreuzung	Resultat	Plasma	Die zwei X-Chromosomen der genet. Männchen
F ₁ Eur × stark	normal (aber ♀ I)	Eur	Eur u. stark
F ₁ stark × Eur	normal	stark	Eur u. stark
F ₂ (stark × Eur) ²	♂ u. ♂ I	stark	1/2 Eur u. stark 1/2 Eur u. Eur
F ₂ (stark × Eur) × Eur . . .	♂ u. ♂ I	stark	Eur u. Eur
F ₂ -F _n (stark Eur) ⁿ	teils wie F ₂ teils normal	stark	Entweder wie F ₂ oder Kombinat. ohne Eur u. Eur.

Betrachten wir nun die experimentellen Befunde in Beleuchtung obiger Formeln, so sehen wir zunächst, daß in der Tat die letzt besprochene und soweit bekannt, nur diese Rückkreuzung, nämlich (stark \times schwach) \times schwach ausschließlich Weibchen liefert, wenn Hokkaido oder Fiume die schwache Rasse ist. Wir sehen ferner, daß sich ein sehr beträchtlicher Überschuß von Weibchen in F_2 findet, der sich dem Verhältnis von 3 Weibchen : 1 Männchen nähert, nämlich in allen F_2 -Zuchten aus der Kreuzung Tokyo ♀ (oder Ogi) \times Hokkaido ♂. Diese Kombination, die, wie oben gezeigt, normalerweise keine intersexuellen Männchen liefert, entspricht somit genau den soeben ausgeführten Erwartungen und reiht sich damit ohne weiteres der genetischen Analyse für weibliche Intersexualität an. Das exakte Gesamtzahlenverhältnis der Geschlechter in F_2 ist $2162 \text{ ♀} : 800 \text{ ♂} = 2,7 : 1$.

Vergleichen wir mit dieser Serie nun die Kreuzungen entsprechender Art, bei denen die schwache Rasse eine der europäischen ist, so sehen wir, daß einige davon, soweit bis jetzt studiert, sich genau ebenso verhalten, mit dem einzigen Zusatz, daß sich in F_2 (stark \times schwach)² auch ein gewisser Prozentsatz intersexueller Männchen findet. Nach dem bescheidenen, bisher vorliegenden Material zu schließen, ist dies der Fall, wenn die Rasse Fiume in Betracht kommt. Dies läßt nun den Schluß zu, daß zu den Relationen der Faktorenpotenzen noch etwas hinzukommt, das jene Intersexualität bedingt. Und da sie in F_1 fehlt, so muß es etwas sein, das sich in F_2 rekombiniert. Da nun die Hokkaidokreuzungen mit den starken Rassen das Betreffende nicht enthielten, so muß es in die jetzt betrachteten Kreuzungen durch die europäische Rasse Fiume eingeführt worden sein. Nennen wir dieses Neue nun den Faktor T. Es ist klar, daß die genetische Analyse, die nur Verteilungsmechanismen betrachtet, nur die Anwesenheit eines solchen Faktors feststellen kann, und nichts über seine physiologische Bedeutung aussagt. Wenn wir ihn daher in der bisher benutzten genetischen Sprache charakterisieren wollen, so können wir ihn nur einen Faktor nennen, der einen herabsetzenden Einfluß auf den Wert e ausübt. Was das physiologisch sein kann, werden wir dann später sehen. Die genetische Situation ist dann für die betreffende Kreuzung die (wir setzen die Geschlechtsfaktoren, deren Verteilungsmodus mit den Geschlechtschromosomen ja von dem des unabhängig mendelnden Faktors T verschieden ist, in Klammern):

P	Japonica Weibchen		Fiume Männchen
	($\boxed{F_a}$ M_a m) tt		(\boxed{F} M M) TT
	160 130		100 60 60
F ₁	($\boxed{F_a}$ M m) Tt ♀	+	($\boxed{F_a}$ M_a M) Tt ♂
	160 60		160 130 60

F ₂	Weibchen	Weibchen	Genetische Männchen	
	($\boxed{F_a}$ M_a m) TT	($\boxed{F_a}$ M m) TT	($\boxed{F_a}$ M_a M) TT	($\boxed{F_a}$ M M) TT
	160 130	160 60	160 130 60	160 60 60
	($\boxed{F_a}$ M_a m) Tt	($\boxed{F_a}$ M m) Tt	($\boxed{F_a}$ M_a M) Tt	($\boxed{F_a}$ M M) Tt
	($\boxed{F_a}$ M_a m) tT	($\boxed{F_a}$ M m) tT	($\boxed{F_a}$ M_a M) tT	($\boxed{F_a}$ M M) tT
	($\boxed{F_a}$ M_a m) tt	($\boxed{F_a}$ M m) tt	($\boxed{F_a}$ M_a M) tt	($\boxed{F_a}$ M M) tt
			Männchen	Weibchen (Geschlechtsumkehr)

Es ist soweit alles wie in der Tokyo-Hokkaido-Kreuzung außer der Zufügung der Kombinationen von Tt. Wenn nun T einen Einfluß auf den Wert e hat, der in einer Verschiebung in der Richtung auf Weiblichkeit (Stärken von F) besteht, so kann diese Wirkung in der ersten männlichen Rekombination, die für F₂ neu ist, nämlich ($\boxed{F_a}$ M_a M) TT (oder auch in der rezessiven Kombination tt) sichtbar werden. Eine negative Verschiebung von e bedeutet aber männliche Intersexualität, die somit bei 1/4 der Männchen zu erwarten ist.

Nun ist aber die Zahl 1/4 für intersexuelle Männchen weder hier noch in den anderen Fällen typisch. Wir finden vielmehr eine große Unregelmäßigkeit mit Schwankungen — wenn wir nur die Fälle mit genügend großen Zahlen betrachten — zwischen 1/4 und 1/20. Man könnte nun die Zuflucht nehmen zu multiplen (1—3) Faktoren. Wir glauben aber, daß ein Faktor genügt und die Variation der Zahlenverhältnisse sich folgendermaßen erklärt: Wenn wir den Typus der Intersexualität in solchen Zuchten betrachten, so zeigt es sich, daß stets ein gewisse Variation vorhanden ist und zwar immer beginnend mit den allerersten Intersexualitätsspuren, die unmerklich in den Zustand normaler Männchen übergehen. Ist nun der Prozentsatz ein niedriger, so sind nur diese allerniedrigsten Stufen vorhanden, ist er aber ein höherer, so erscheinen auch etwas höhere Intersexualitätsgrade. Wir haben nun schon bei Besprechung der weiblichen Intersexualität gesehen, daß eine

regelmäßige Fluktuation des Wertes e vorliegt, ob sie nun genetisch oder embryonal (phänotypisch) sei. Wenn also der Faktor TT die Lage dieser Kurve nach der weiblichen Seite verschiebt, so mag nur ein mehr oder weniger großer Teil der Kurve den Punkt 20 überschneiden und daher intersexuell werden. Das Verhältnis $1/4$ kommt dann nur zustande, wenn die ganze Kurve jenseits dieses Punktes fällt, $1/8$, wenn die halbe Kurve hinüberfällt, $1/16$, wenn sie bis zur Quartilgrenze hinüberreicht usw. Das folgende Schema (Fig. 19), konstruiert wie die früheren, gibt diese Interpretation graphisch wieder, indem es die Verschiebung der Kurve $MM - F = e$ unter dem Einfluß von TT von A nach $A_1 A_2$ usw. zeigt.

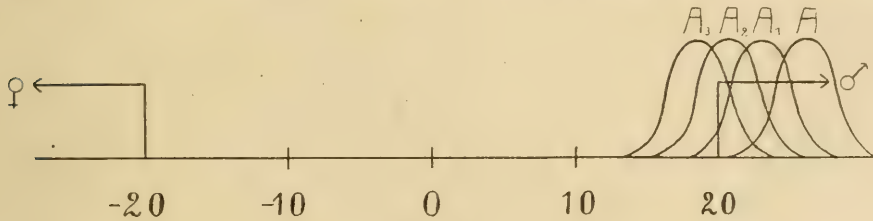


Fig. 19.

Wir werden in der Annahme, daß diese Interpretation das Richtige trifft, nun durch die oben berichtete Ausnahmsintersexualität der Tokyo-Hokkaido-Kreuzungen bestärkt, auch durch den Ausnahmefall der F_1 , Jap Y \times Rheinland. Dort war ja in einzelnen seltenen Fällen ein intersexuelles Männchen schon in F_1 aufgetreten. Diese Individuen aber zeigten den allerersten Beginn männlicher Intersexualität. Und in F_2 traten sie dann wieder in genau dem gleichen Typus auf. Dies sieht in der Tat sehr danach aus, als ob die Kurve für den Wert e im heterozygoten Männchen $M_a M$ etwa die Lage der Kurve A_1 in vorstehendem Schema hätte, d. h., daß das Resultat zustande kommt, wenn die Bastardkombination zufällig Minusindividuen in den Valenzwerten zusammenbringt. Das Vorhandensein einer solchen Möglichkeit deutet umgekehrt darauf hin, daß das quantitative Verhältnis von F_a zu $M_a M$ in der Tat dem epistatischen Minimum so nahe ist, wie die Interpretation es erfordert.

Es gibt zweifellos eine Möglichkeit, diese Vorstellungen zu beweisen, nämlich dadurch, daß intersexuelle Männchen verschiedener Stufen weiter gekreuzt werden und festgestellt, ob sie eine etwas differente Valenz vererben. Wir stellten diesen Versuch 1915 an, aber leider fielen die Zuchten der Epidemie von 1916 zum Opfer. Er wurde

dann 1917 wiederholt. Diesmal aber fielen die Zuchten der amerikanischen Kriegshysterie zum Opfer. So müssen sie wieder versucht werden. Es findet sich aber in Machidas Listen ein Versuch, der, falls wir ihn richtig interpretieren, das erwartete Resultat andeutet. Unter 4 Zuchten der Rückkreuzung $\text{Tok} \times (\text{Fuk} \times \text{Hok}) \sigma^7 \text{I}$ ergaben drei die erwartete normale Nachkommenschaft, nämlich 223 Weibchen, 161 Männchen. Eine Zucht dagegen ergab 84 Weibchen, 20 Männchen, 14 intersexuelle Männchen (M 14, 25). Nehmen wir nun einmal an, daß das benutzte intersexuelle F_1 -Männchen wirklich eine Minusvariante des Faktors M von Hokkaido war, dann war seine Formel $\boxed{\text{F}_{\text{Fuk}}}$ M_{Fuk} $\text{M}_{\text{H-}}$. Wir wissen nun bereits, daß gelegentlich einmal Männchen M_{H} M_{T} intersexuell sind, also wohl M_{H} einen Minuswert hatte. So dürften also auch die M_{H} -Männchen dieser Kreuzung intersexuell sein, was das Resultat erklärt. Ist diese Erklärung richtig, so muß sie sich in der Nachkommenschaft bewähren. Es findet sich nun tatsächlich eine weitere Generation, in der diese intersexuellen Männchen von $\text{Tok} \times (\text{Fuk} \times \text{Hok})$ als Vater dienten. Nämlich

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
M 15, 51	$[\text{Tok} \times (\text{Fuk} \times \text{Hok})]^2$ mit $\sigma^7 \text{I}$. .	35	1	1

Das intersexuelle Männchen war $\text{M}_{\text{H-}}$ M_{F} . Die Mutter konnte sein entweder M_{F} oder $\text{M}_{\text{H-}}$. Im ersten Fall müßten normale und intersexuelle Männchen entstehen, im zweiten hauptsächlich Weibchen und daneben beide Männchensorten. Das letztere trifft zu, wenn auch die Männchenzahl zu niedrig ist.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
M 15, 74	$(\text{Fuk} \times \text{Hok})^2 \times [\text{Tok} \times (\text{Fuk} \times \text{Hok})] \sigma^7 \text{I}$	3	2	1

Mutter ist M_{F} oder M_{H} , Vater $\text{M}_{\text{H-}}$ M_{T} . Mit ersterer Mutter ist das obige Resultat zu erwarten.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Inters. Männchen
M 15, 75	$[\text{Tok} \times (\text{Fuk} \times \text{Hok})] \times [(\text{Fuk} \times \text{Hok})^2] \sigma^7 \text{I}$	29	1

F_2 (jap \times eur)²

$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} \begin{array}{c} M_a \\ 130 \end{array} m \right) TT$	$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M m \right) TT$	} ♀
$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M_a m \right) Tt$	$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M m \right) Tt$	
$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M_a m \right) tT$	$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M m \right) tT$	
$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M_a m \right) tt$	$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M m \right) tt$	
$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M_a M \right) TT$	$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M M \right) TT$	} ♂
$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M_a M \right) Tt$	$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M M \right) Tt$	
$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M_a M \right) tT$	$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M M \right) tT$	
$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M_a M \right) tt$	$\left(\begin{array}{c} \boxed{F_a} \\ 160 \end{array} M M \right) tt$	

Hier sind somit auch die $\boxed{F_a} M M$ Individuen männlich, da $e = 20$. Unter ihnen aber haben die Kombinationen mit TT wenigstens die Möglichkeit intersexuell zu werden, vielleicht auch die tT , so daß $1/8$ oder weniger bis zu $3/8$ intersexuelle Männchen entstehen können. Wenn wir nur die Zuchten mit größeren Zahlen daraufhin anschauen, so treffen wir Zahlenverhältnisse von etwa $1/8$ bis $1/26$. In weiteren Bastardgenerationen erscheinen aber Zuchten (neben anderen), in denen der Prozentsatz der Intersexuellen beträchtlich gesteigert ist, wie auch solche, in denen er sehr gering ist (s. Tabelle S. 84). Dies ist zu erwarten, wenn die Rekombinationen von $T-t$ die ihnen zugewiesene Rolle spielen. Eine Einzelberechnung der Erwartungen ist aber bei dem jetzigen Stand der Analyse noch nicht angebracht. Es muß aber hervorgehoben werden, daß für diese Kombinationen der Faktor T überhaupt weggelassen werden kann, wenn wir annehmen, daß bei der Kombination $\boxed{F_a} M M$ ein Fluktuieren in die männliche Intersexualität hinein stattfindet. Weitere Diskussionen darüber haben aber keinen Sinn, bevor wir unsere Untersuchungen in wichtigen Daten ergänzt haben.

Wenn wir diese Ableitung nun mit der für die Hokkaido- und Fiumekreuzungen gegebenen vergleichen, so zeigt sich alsbald, daß ihre Richtigkeit an der Rückkreuzung (stark \times schwach) \times schwach geprüft werden muß. Dort ergab sie nur Weibchen. Hier sollte sie aber ein richtiges Zahlenverhältnis der Geschlechter mit einem gewissen Prozentsatz intersexueller Männchen liefern. Die Tabelle S. 85 zeigt wirklich dies Resultat. Wenn auch die Zahlenverhältnisse nicht klar sind, so ist immerhin bemerkenswert, daß gerade hier Männchen und intersexuelle

Männchen in der Rückkreuzung auftreten. Natürlich bleibt für all dieses weiteres Material abzuwarten (s. a. unten, 3. Anmerkung bei der Korrektur).

Es sei hier eine kleine Bemerkung eingefügt. Dem oberflächlichen Leser könnte es erscheinen, als ob die Benutzung der symbolischen Valenzzahlen, deren Werte den Bedürfnissen des Experiments angepaßt werden, eine Art von Jongleurkunststück darstelle. Dies wäre ein schweres Mißverständnis. Das Erklärungsprinzip, auf dem wir fußen, ist die Annahme verschiedener, absoluter quantitativer Werte der Geschlechtsfaktoren. Diese allgemeine Annahme wird dann durch die experimentellen Resultate weiter spezifiziert, indem die verschiedenen Kombinationen Schlüsse gestatten auf die relativen Zahlenverhältnisse, die in Betracht kommen. So werden zunächst starke und schwache Rassen erschlossen und innerhalb dieser wieder verschiedene Stufen. Die Bedeutung des Erklärungsprinzips zeigt sich eben gerade in dem weiten Spielraum, den es läßt, und andererseits der Möglichkeit, jeden Einzelpunkt an seinem Anpassen in das Ganze zu kontrollieren. Wenn wir also eben im Vorstehenden verschiedenen der schwachen Rassen differente absolute Valenzwerte zuerkannten, so ist das etwas, das sich in weiteren Experimenten kontrollieren läßt, wie wir bald sehen werden.

Wenn wir nach dieser Abschweifung wieder auf die Kreuzung $\text{jap} \times \text{eur}$ zurückkommen, so zeigt sich die weiterhin wichtige Tatsache, daß auch die Resultate der F_3 - usw. -Generationen mit den aus der Interpretation abzuleitenden Erwartungen übereinstimmen. Aus den soeben gegebenen Formulierungen für die F_2 -Generation folgt, daß für F_3 die folgenden Möglichkeiten vorliegen: $[F_a]$ ist immer vorhanden. Die Männchen können in bezug auf den Faktor M die folgenden Kombinationen repräsentieren:

a) $M_a M_a$ und $M_a M$, b) $M_a M$, c) $M_a M$ und MM , d) $M M$.

Es ist klar, daß die ersten beiden Kombinationen keine intersexuellen Männchen enthalten können, wohl aber die beiden letzteren, falls die richtigen Tt-Kombinationen sich damit verbinden, von denen die Zahl der Intersexuellen abhängt (s. o.) Wenn wir von den Zahlenverhältnissen im einzelnen absehen, für deren Berechnung das Material (s. S. 84) doch nicht reicht, so können wir sagen, daß in F_3 sowohl normale Zuchten wie solche mit männlicher Intersexualität zu erwarten sind. Dies ist in der Tat verwirklicht. Daraus folgt nun weiterhin — wir können uns die Faktorenkombinationen wohl ersparen — daß auch in F_4 usw. die gleichen Möglichkeiten vorliegen, Kulturen mit oder ohne männliche Intersexualität, von denen jede beides produzieren mag.

So zeigt die einzige F_4 -Zucht keine Intersexualität, wohl aber alle daraus abgeleiteten F_5 , von denen wieder eine (WB 45) beide Typen produziert.

Für den Prozentsatz der intersexuellen Männchen sind natürlich alle Möglichkeiten gegeben von nur intersexuellen ($\text{♀ } M m \text{ TT} \times \text{♂ } M M \text{ TT}$) bis zu ihrem Fehlen. Die vorhandenen Werte rangieren zwischen 90 % und 5 % ♂ I.

4. Anmerkung bei der Korrektur.

Auch für den hier diskutierten Punkt finden sich in den früher besprochenen Arbeiten von Schweitzer ausgezeichnete Belege. Schweitzer arbeitete sichtlich mit Rassen, deren Valenzverhältnisse solche sind, daß alle ♂ $\boxed{F_a} MM (TT)$ intersexuell werden, also der einfachste Fall. Durch eine zufällige Koinzidenz vermochte Schweitzer diesen Fall folgerichtig zu analysieren, obwohl er mit meinen früheren Formeln arbeitete, die sich als unrichtig erwiesen. In jenen Formeln (s. Goldschmidt u. Poppelbaum 1914) ist F ein mendelnder Faktor, allelomorph zu F_a , also nicht mütterlich vererbt. In bezug auf weibliche Intersexualität ergeben sich aus dieser Annahme Folgerungen, die nicht zutreffen, wenn die großmütterliche Rasse japonica ist. Tatsächlich erhielt auch Schweitzer nicht die betreffenden Erwartungen, sondern die, die sich aus der rein mütterlichen Vererbung von F ergeben. Wenn aber nun die männliche Intersexualität allein betrachtet wird, so sind die Erwartungen bei der alten Formulierung die gleichen wie bei der neuen, indem $F F_a M M_a \times F F_a M m$ die gleichen Kombinationen ergibt wie $Tt M M_a \times Tt M m$. Daher fand auch Schweitzer die aus meiner früheren Formulierung bereits 1914 von mir abgeleitete Erwartung von $\frac{1}{8}$ intersexuelle ♂ bei der Kreuzung (Jap \times Eur)² bestätigt. In der jetzigen Formulierung heißen diese intersexuellen ♂ $\boxed{F_a} MM (TT)$. Wenn der Fall so vollständig rein liegt, dann muß die Rückkreuzung (Jap \times eur) \times eur lauten, $\boxed{F_a} M m (Tt) \times \boxed{F} MM (TT)$, d. h. die Hälfte der resultierenden ♂ sind $\boxed{F_a} MM (TT)$, also intersexuell. Dies ist in der Tat Schweitzers Resultat. Wenn nun aus (Jap \times eur)² die F_3 -Generation mit intersexuellen ♂ gewonnen wird, so sind alle daraus resultierenden ♂ $\boxed{F_a} MM$ und zwar kann dies kombiniert sein mit Tt , oder $\frac{1}{2} Tt \frac{1}{2} TT$ oder TT . Ersteres sind normale ♂, das zweite zur Hälfte intersexuelle ♂, das dritte nur intersexuelle ♂. Tatsächlich erhielt Schweitzer alle drei Typen in F_3 und auch in F_4 mit TT -Individuen beider Geschlechter nur intersexuelle ♂ (neben normalen ♀)! So haben denn Schweitzers Resultate tatsächlich den schönsten Beweis für die vorhergehenden Ableitungen gebracht, den wir selbst der Zeitverhältnisse wegen noch nicht hatten liefern können.

Bei einer kritischen Betrachtung der vorhergehenden Ausführungen zeigt sich nun ein sehr bemerkenswerter Punkt, nämlich die Besonderheit des Verhältnisses der japanischen Rasse Hokkaido zu den schwachen europäischen Rassen. Wenn die vorher benutzten symbolischen Potenzwerte der Wahrheit nahe kommen, d. h. also, wenn die quantitativen Relationen der betreffenden Potenzen annähernd richtig festgestellt

sind, so ergibt sich für Kreuzungen zwischen Hokkaido und schwachen Europäern eine Situation, die nicht mit den bisherigen Angaben übereinstimmt. Nämlich:

Hokkaido ♀	Europa ♂
($\boxed{F_h}$ M_h m) tt	(\boxed{F} M M) TT
100 60	110 90 90
F_1 ♀ ($\boxed{F_h}$ M m) Tt	
100 90	

Das bedeutet aber, daß in dieser Kreuzung intersexuelle Weibchen entstehen sollten. Wenn wir nun auch die Zahlenwerte korrigieren könnten und auch dem Faktor T, der ja zugunsten von F wirkt, einen Einfluß zuschreiben können, so kommen wir doch nicht um die Folgerung herum, daß diese Kombination große Wahrscheinlichkeiten für weibliche Intersexualität haben sollte. Nur eine Tatsache läßt sich zugunsten der Schlußfolgerung anführen: Wenn die gemachten Annahmen richtig sind, so sollte es vorkommen, daß in F_2 aus europ. ♀ \times Hok ♂ Weibchenüberschuß und intersexuelle Männchen auftreten nach dem früher gegebenen Kombinationsschema. Wir besitzen bisher nur — wieder infolge der Epidemie von 1916 — zwei solche Zuchten. Die eine (Schnei \times Hok)² ist normal. Die andere (Fiu \times Hok)² gab das bemerkenswerte Resultat 15 ♀, 5 ♂, 1 ♂ I. Dies ist immerhin eine Ermutigung, dem Fall weiter nachzugehen.

Kehren wir nun wieder zu den Tokyo-Hokkaido-Kreuzungen zurück (s. S. 92 ff.). Wie steht es nun mit den Erwartungen für F_3 von Tokyo \times Hokkaido? In F_2 müssen wir folgende Sorten von Weibchen haben in bezug auf den Faktor M (wir nennen M der starken Rasse Tokyo M_t und M der schwachen Rasse Hokkaido M_h).

a) Weibchen M_t , b) Weibchen M_h , c) Weibchen $M_h M_h$ (Geschlechts-umkehr). Die Männchen aber wären $M_h M_t$. Dies ergäbe für F_3 mit den Weibchen a) normale Geschlechtsverhältnisse, mit den Weibchen b) das gleiche Ergebnis wie in F_2 . Wenn die ♀ c) fortpflanzungsfähig wären, so erzeugten sie Nachkommen $M_h M_t = \sigma M_h M_h =$ Geschlechts-umkehrweibchen, also ein normales Geschlechtsverhältnis¹⁾. Es liegen 24 derartige F_3 -Zuchten vor. Von ihnen zeigen 17 keinen nennenswerten Weibchenüberschuß, nämlich unter 2 : 1, ja teilweise sogar Überschuß an ♂, die übrigen 7 aber starken Weibchenüberschuß.

¹⁾ Man beachte diese theoretisch wichtige Möglichkeit von Vererbung von Zweigeschlechtigkeit mit 2 X-Chromosomen in jedem Geschlecht!

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
F ₃ a	M 15—18, 17 Zuchten	491	417
F ₃ b	M 15—18, 7 Zuchten	269	74

Wenn aus Gruppe a diejenigen herausgenommen werden, deren Verhältnis ♀ : ♂ nahe 2 : 1 ist, so erscheint sehr genau für a) das Verhältnis 1 : 1, für b) 3 : 1. Die Erwartungen sind also sehr gut erfüllt.

Es läßt sich leicht ausrechnen, daß in F₄ usw. aus Gruppe a und b wieder die gleichen Ergebnisse zu erwarten sind, wenn die oben genannten F₂-Weibchen c nur in alle Zukunft normale Geschlechtsverhältnisse hervorbringen. Tatsächlich kommen in F₄—F₆ wieder beide Zahlenverhältnisse vor, nämlich:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
F ₄ —F ₆ a	8 Zuchten	75	63
F ₄ —F ₆ b	7 Zuchten	226	82

Es stimmt also alles mit den abgeleiteten Erwartungen überein.

Es liegt auf der Hand übrigens, daß hier die Möglichkeit des exakten Nachweises der homozygoten Beschaffenheit der durch Geschlechtsumkehr entstandenen Weibchen gegeben ist, nämlich ihre Kreuzung mit Tokyo und Hokkaido-Männchen (ebenso Fukuoka). Meine Versuche, diesen Beweis zu erbringen, fielen leider der Kriegshysterie zum Opfer.

Wir kommen nunmehr zu der so überaus wichtigen Kombination Fukuoka ♀ × Hokkaido ♂, die in F₁ lauter intersexuelle Männchen ergab, in F₂ ebenso mit Vermehrung der Weibchen und in der Rückkreuzung (Fuk × Hok) × Hok nur Weibchen. Wenn wir diesen Fall nun in Konformität mit allen anderen Tatsachen verstehen wollen, so müssen wir seiner Beurteilung die folgenden Punkte zugrunde legen: 1. Die Rasse Fukuoka gehört ebenso wie die anderen süd-japanischen Rassen Kumamoto und Kyoto zu den schwachen Rassen, die in irgendwelchen Kombinationen mit den anderen schwachen Rassen keine weibliche Intersexualität liefert. 2. Da das Resultat der Rückkreuzung (Fuk × Hok) × Hok = ♀ völlig identisch ist mit dem von (Tok × Hok) × Hok, so dürfte es auch die gleiche genetische Ursache haben. In letzterem Fall war es der hohe Wert von **F** der Tokyo-Rasse und der niedere Wert für M der Hokkaidorasse. 3. Der Faktor T kommt in dieser Kreuzung nicht in Betracht. 4. Das normale Resultat von F₁,

Tok \times Hok, welches die beiden Fälle unterscheidet, war dadurch bedingt, daß im Männchen sich ein niederwertiger Faktor M_h von Hokkaido mit einem hochwertigen M_t von Tokyo kombinierte, so ein genügend hohes Mittel ergebend. Daraus folgt nun, daß, wenn wir unserem Erklärungsprinzip treu bleiben, der Fall sich nur so erklären kann, daß die Rasse Fukuoka charakterisiert ist durch einen relativ hochwertigen Faktor \boxed{F} und einen relativ schwachen Faktor M . Die erstere Annahme wird übrigens bereits aus den Tatsachen der weiblichen Intersexualität erwiesen, die ergeben hatten, daß die süd-japanischen Rassen die „stärksten“ unter den schwachen Rassen sind. Im alten Symbolismus ließe sich somit der Fall folgendermaßen darstellen:

Nr.	Kreuzung	Weibchen	Männchen
1	Rasse Fukuoka . . .	$\boxed{F_a} M_a m$ 140 80	$F_a M_a M_a$ 140 80 80
2	Rasse Hokkaido . . .	$\boxed{F_h} M_h m$ 100 60	$\boxed{F_h} M_h M_h$ 100 60 60
3	Rasse Europa . . .	$\boxed{F} M m$ 110 90	$\boxed{F} M M$ 110 90 90
4	F_1 Hok \times Fuk . . .	$\boxed{F_h} M_a m$ 100 80	$\boxed{F_h} M_h M_a = \text{norm. Geschl.}$ 100 60 80
5	F_1 Eur \times Fuk . . .	$\boxed{F} M_a m$ 110 80	$\boxed{F} M_a M = \text{norm. Geschl.}$ 110 80 90
6	F_1 Fuk \times Eur . . .	$\boxed{F_a} M m$ 140 90	$\boxed{F_a} M_a M = \text{norm. Geschl.}$ 140 80 90
7	F_1 Fuk \times Hok . . .	$\boxed{F_a} M_h m = \text{♀}$ 140 60	$\boxed{F_a} M_a M_h = \text{intersex. ♂}$ 140 80 60
8	F_2 (Fuk \times Hok) ² . .	a) $\boxed{F_a} M_a m$ 140 80 b) $\boxed{F_a} M_h m$ 140 60 } = ♀	$\boxed{F_a} M_h M_a = \text{intersex. ♂}$ 140 60 80 $\boxed{F_a} M_h M_h = \text{♀ aus genet. ♂}$ 140 60 60
9	F_2 (Fuk \times Hok) \times Hok	$\boxed{F_a} M_h m = \text{♀}$ 140 60	$\boxed{F_a} M_h M_h = \text{♀ aus genet. ♂}$ 140 60 60 = nur ♀

Soweit erklärt sich somit der Fall vollständig und wir weisen nochmals auf die glänzende Übereinstimmung in den oben genannten Tripelkreuzungen hin. (Es sei hier übrigens auf die oben erwähnten Befunde von Lenz und Christeller hingewiesen, die in F_1 Jap \times Eur lauter ♂ I. erhielten. Leider versäumten beide Autoren die weitere Analyse.) Eine Betrachtung vorstehender Formeln für Männchen und intersexuelle Männchen zeigt nun eine fundamental wichtige Möglichkeit: Hier sollte sich eine bedeutungsvolle Probe auf das gesamte quantitative Prinzip ausführen lassen. Wenn etwa die intersexuellen Männchen von 8c bedingt sind durch die Kombination der relativ schwachen Faktoren M von Fukuoka und Hokkaido mit dem starken Fukuoka-F, dann muß sich das ganze Prinzip prüfen lassen, wenn wir in der Formel den Fuk- oder Hok-Faktor M ersetzen durch einen einer anderen Rasse, dessen relative Wertigkeit durch frühere Experimente bestimmt ist. Wenn wir etwa $M_a = 80$ ersetzen durch einen Faktor von der Wertigkeit 90, so sollte das Maß der Intersexualität herabgesetzt werden und so fort. Die Methode solcher Proben ist natürlich die Zusammenkreuzung von drei oder vier Rassen unter Wahrung der mütterlichen Linie Fukuoka. Eine Reihe solcher Kombinationen ist bereits ausgeführt, die wir nun analysieren müssen.

Vorher sei aber noch ein Wort über die anderen südjapanischen Rassen Kumamoto und Kyoto zugefügt. Nach allem, was über sie bekannt ist, gehören sie auch zu den stärksten unter den schwachen Rassen. Sie dürften sich also genetisch nicht viel anders verhalten als Fukuoka. Es liegen nun für sie die folgenden Tatsachen vor:

1. Kyo \times Hok fehlt.
2. Kyo \times Schnei gibt einen kleinen Prozentsatz intersexueller Männchen neben normalen in F_1 und F_2 .
3. Kum \times Hok ebenso in F_1 wie Nr. 2.
4. Kum \times Schnei normal.
5. (Kum \times Berl)² wenige intersexuelle Männchen.

Daraus folgt, daß diese Rassen sich ähnlich wie Fukuoka verhalten, aber daß die relativen Valenzwerte etwas zugunsten von M oder zuungunsten von F verschoben sein müssen. Mehr läßt sich zunächst nicht sagen nach dem spärlichen Material. (Neues ist vorbereitet.)

Wir wollen zum Schluß dieses Abschnitts aber nicht verfehlen, anzudeuten, daß eine Möglichkeit winkt, einige der Schwierigkeiten, die die männliche Intersexualität bis jetzt noch bietet, auf ganz anderem

Weg zu lösen. Wir haben bestimmte Andeutungen dafür, daß die ererbte Entwicklungsgeschwindigkeit der verschiedenen Rassen vielleicht etwas mit den Resultaten zu tun hat: das Material erlaubt, obwohl bereits umfangreiche Daten in sehr mühsamen Versuchen gesammelt wurden, bis jetzt noch keine klaren Schlußfolgerungen und so erwähnen wir nur die Tatsache, daß die sich abweichend verhaltende Rasse Fiume (der Faktor T?) durch eine besonders lange, und die so charakteristische Rasse Hokkaido durch eine besonders kurze Entwicklungsdauer ausgezeichnet sind. Wir hoffen, auf den Gegenstand zurückzukommen.

V. Der Beweis der Quantitätsrelationen aus den Mehrfachkreuzungen.

1. X A 51 [(Fuk \times Schnei) \times (Schnei \times Fuk)] \times
[(Schnei \times Hok) \times (Hok \times Schnei)] 21 ♀ 5 ♂ 24 ♂ I.

Das Protoplasma¹⁾ F der Kombination ist Fukuoka. Damit kombinieren sich beim Männchen zwei Faktoren M. Da von ihnen einer vom Vater und einer von der Mutter stammt, so sind für ihre Herkunft die folgenden Möglichkeiten gegeben (wir bezeichnen die Rassenherkunft des Faktors durch ein angehängtes Suffix M_F = Faktor M der Rasse Fukuoka usw.):

Die resultierenden Männchen können sein, wenn nur ein Pärchen zur Kreuzung verwandt wird:

- a) alle $M_H M_S$ b) $\frac{1}{2} M_H M_S$ $\frac{1}{2} M_S M_S$ c) alle $M_F M_H$
d) $\frac{1}{2} M_F M_H$ $\frac{1}{2} M_F M_S$

Da nun tatsächlich eine große Zahl der Männchen die für die Kombination $M_F M_H$ charakteristische starke Intersexualität zeigen, andererseits aber auch normale Männchen vorliegen, so haben wir wahrscheinlich die Kombination d vor uns. Das exakte Zahlenverhältnis für normale Männchen zu den intersexuellen ist allerdings nicht 1 : 1, sondern 1 : 5. Dies deutet darauf hin, daß noch etwas Weiteres im Spiel ist. Dies dürfte wohl der mit der Rasse Schnei eingeführte Faktor T sein; doch ist dafür im Augenblick kein Beweis möglich. Im übrigen stimmt das Resultat mit den Erwartungen überein, da die Valenz des Faktors M_S , wie früher gezeigt, mindestens so hoch wie die von M_F ist, also die Kombination $M_F M_S$ normal sein muß.

2. X A 52 [(Fuk \times Schnei) \times (Schnei \times Fuk)] \times [(Hok \times Kum)²⁾]
5 ♀ 6 ♂ 3 ♂ I (schwach intersexuell).

¹⁾ Wir lassen die Zufügung „oder Y-Chromosom“ jetzt immer fort.

nur intersexuelle Männchen gaben, einen glänzenden Prüfstein für die Richtigkeit unseres Erklärungsprinzips abgeben. Weitere Zuchten dieser Art gehörten leider wieder zu den Kriegsopfern.

Hierher gehören nun auch ein paar der unbeabsichtigten Tripelkreuzungen, die sich in Herrn Machidas Zuchten finden. Da ist:

5. (Fuk [Tokyo?] \times Hok) \times (Hok \times Tok)¹⁾ und

(Fuk \times Hok) \times (Tok \times Hok), was die gleichen Verhältnisse ergibt.

Wir haben hier Fuk-Plasma, das sich kombiniert mit M_H M_H und M_T M_H . Ersteres bedeutet Geschlechtsumkehr; letzteres müssen normale Männchen sein, da der starke Faktor M_T keine männliche Intersexualität erlaubt. (Das Experiment prüft somit die Stärke von M_T im Vergleich mit M_F .) Es sind also keine intersexuellen Männchen zu erwarten, wohl aber $\varnothing : \sigma = 3 : 1$.

Bezeichnung	Weibchen	Männchen
M 51, 14	58	27
M 39, 14	67	21
M 46, 14	30	10
M 47, 14	54	19
M 48, 14	28	11
	237	88

Also das erwartete Resultat, wenn M_T stärker ist als M_F , was wir ja von der weiblichen Intersexualität her als Tatsache kennen.

In allen vorher betrachteten Fällen war das Plasma (Faktor F) stets von der Rasse Fukuoka. Die Gegenprobe sollte nun darin bestehen, daß die Geschlechtsfaktoren der intersexuellen Männchen mit anderen in ihrem Verhalten bekannten Faktoren F kombiniert werden. Dies ist in folgenden Zuchten der Fall²⁾:

1. Tokyo \times (Fuk \times Hok) (Intersexuelles Männchen)

Bezeichnung	Weibchen	Männchen
M 24, 18	83	66
M 26, 14	73	32
M 27, 14	67	63

¹⁾ Es handelt sich also wieder um die oft genannte weibliche Linie M 8, 13.

²⁾ Die von Machida stammenden Zuchten M wurden unabsichtlich ausgeführt, da die oben S. 75 gemachten Feststellungen unbekannt waren. Die Herkunft der Faktoren M ist früher geschildert. Sie stammen alle von der Zucht M 8, 13 usw.

Die resultierenden Männchen haben zum Tokyo-Plasma die Geschlechtsfaktorenkombinationen $M_T M_F$ oder $M_T M_H$. Beide müssen normale Männchen geben.

Hier findet sich nun ein Ausnahmeresultat, nämlich:

M 14, 25 84 ♀ 20 ♂ 14 ♂ I.

Wir kommen darauf später zurück.

2. [Tokyo \times (Fuk \times Hok)]² (aus M 24, 25, 26.)

Bezeichnung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
M 42, 15	11	6	2
M 43, 15	5	4	3
M 44, 15	18	14	2
M 45, 15	11	4	—
M 46, 15	7	10	—
M 47, 15	7	8	1
M 48, 15	6	9	—
M 49, 15	7	3	—
M 51, 15	9	—	—
M 52, 15	35	1	1
M 53, 15	7	—	—

Das Plasma ist stets wieder Tokyo. Die resultierenden Männchen können folgende Kombinationen zeigen:

a) $\frac{1}{2} M_F M_T$ $\frac{1}{2} M_F M_F$ b) $\frac{1}{2} M_F M_T$ $\frac{1}{2} M_F M_H$ c) $\frac{1}{2} M_H M_T$ $\frac{1}{2} M_H M_F$
d) $\frac{1}{2} M_H M_T$ $\frac{1}{2} M_H M_H$

Aus den Tokyo-Hokkaidokreuzungen ergibt sich, daß d) Weibchenüberschuß und normale Männchen liefern würde. a) könnte nur normale Nachkommenschaft zeigen. Dagegen sind in b) und c) intersexuelle Männchen neben normalen zu erwarten, nämlich in der Kombination $M_F M_H$. (Über die Zahlenverhältnisse s. die früheren Erörterungen.) Das Resultat zeigt alle Typen.

3. [Tok \times (Fuk \times Hok) ♂ I] \times [Fuk \times Hok]² ♂ I.

Plasma ist Tokyo. Das Weibchen hat den Faktor M_F oder M_H , das Männchen $M_F M_H$. Ersteres Weibchen müßte nach Vorstehendem liefern Weibchen, Männchen und intersexuelle Männchen, letzteres Weibchen aber nur Weibchen (darunter die Geschlechtsumkehrweibchen $M_H M_H$) und intersexuelle Männchen (Teil von $M_F M_H$). Resultat:

M 15, 75 29 ♀ 1 ♂ I.

Also der zweite Fall.

Die beiden letzten Resultate zeigen uns, daß M_F , was wir schon wissen, stärker ist als M_H . Es dürfte aber dem starken F von Tokyo gegenüber immer noch so schwach sein, daß nur eine Anzahl Plus-Individuen noch intersexuell werden, die anderen aber in Weibchen verwandelt sind, wie die sehr niedrigen Zahlen der intersexuellen Männchen zeigen. Damit stimmt denn auch das sonst unerklärliche Resultat der folgenden Kreuzung überein:

M 14, 45 (Tok \times Hok) \times [Hok \times (Tok \times Fuk)] 69 ♀

Die Männchen sind entweder M_H M_T oder M_H M_F , die Weibchen alle M_H . Die zweite Kombination gibt also das gleiche Resultat wie in Nr. 3. Dort war noch ein intersexuelles Männchen aufgetreten, hier fehlt es.

Hier sei übrigens auf einen Punkt hingewiesen, der den Wert der quantitativen Interpretation einerseits und die Unmöglichkeit, mit gewöhnlichen mendelistischen Begriffen auszukommen, andererseits illustriert. Die Rückkreuzung mit einem intersexuellen Männchen ergab normale Nachkommenschaft, deren Nachkommen aber zeigten wieder Intersexualität. Man könnte danach Intersexualität für einen rezessiven Charakter halten. Wären aber die gleichen intersexuellen Männchen mit der Fukuokarasse rückgekreuzt worden, so hätten sie nur intersexuelle Nachkommenschaft erzeugt, mit der Hokkaidorasse aber nur normale und dies für jede folgende Generation. Nur eine quantitative Relation zweier Variablen (resp. dreier) kann dies wie alles andere erklären.

VI. Die Extramännchen.

So wie wir bei den Zuchten mit Geschlechtsumkehr der Weibchen einige Extraweibchen gelegentlich fanden, für die oben eine Erklärung versucht wurde, ebenso finden wir bei den Zuchten mit Geschlechts-umkehr der Männchen gelegentlich einige Extramännchen, wie die Tabelle S. 86 für die Rückkreuzung (Tok \times Hok) \times Hok zeigt. Es ist naheliegend, diese Erscheinung nach dem gleichen Prinzip wie die reziproke zu erklären, nämlich durch „Nichtauseinanderweichen“ der X-Chromosomen im Sinne von Bridges. Wenn wir die gleiche Sachlage wie früher annehmen, so dürften sich (s. Ableitung S. 68 ff.) gelegentlich Spermatozoen XX finden. Wenn diese ein Ei mit X befruchten, so entstünden Männchen mit XXX. Wenn wir für diese das früher be- nutzte Potenzschema der Rückkreuzung (Tok \times Hok) \times Hok aufstellen, so lautet es

$$\begin{array}{c} \boxed{F_T} \quad M_H \quad M_H \quad M_H \\ 160 \quad 60 \quad 60 \quad 60 \end{array}$$

und das wäre ein normales Männchen. Zu dem gleichen Resultat können wir auch auf noch einfachere Weise gelangen, nämlich wenn wir annehmen, daß gelegentlich das Nichtauseinanderweichen in der Spermatogenese stattfindet, also direkt Spermatozoon XX und o gebildet werden. Eine genetische Analyse der Nachkommenschaft von Extramännchen konnte leider noch nicht ausgeführt werden.

Ein cytologischer Nachweis, wie ihn Bridges erbringen konnte, dürfte bei den Extraweibchen schwer sein, dagegen ließe er sich bei den Extramännchen erbringen, wenn auch nur unter Schwierigkeiten, da die betreffenden Stadien bereits in der Raupe sich abspielen. Bei normalen Männchen sollten dann natürlich auch gelegentlich solche Unregelmäßigkeiten nachzuweisen sein. Das Einzige, was wir bis jetzt fanden, ist eine einzige Spermatocyte II. mit einem Chromosom weniger als normal, also 30 statt 31.

7. Entwicklungsphysiologische Analyse der Intersexualität.

Wir haben bei Darstellung der genetischen Resultate des öfteren darauf hingewiesen, daß die genetische Analyse der Intersexualität nur bis zu einem gewissen Punkt führen kann: daß sie den Erbmechanismus erklärt, in dessen Bereich das Phänomen fällt, und daß sie das vom Mechanismus Bewegte mit gewissen symbolischen Attributen ausstatten kann, die ein formales Verständnis des Phänomens erlauben. Das Phänomen selbst ist aber damit noch keineswegs erklärt. Das wird ohne weiteres klar, wenn wir einen Blick auf die intersexuellen Individuen selbst werfen. Da haben wir zunächst einmal intersexuelle Weibchen und Männchen, die typisch verschieden sind und auf den ersten Blick voneinander getrennt werden können. Die genaue anatomische Untersuchung vergrößert diese Unterschiede noch. Sodann zeigt das Studium beider Typen intersexueller Individuen, daß die Intersexualität nicht, wie der Name besagt, eine Stufe zwischen den Geschlechtern darstellt, die alle Organe gleichmäßig betrifft, sondern daß eine ganz eigenartige Reihenfolge besteht, in der die einzelnen Organe sich mit zunehmender Intersexualität nach dem andern Geschlecht hin umwandeln. Keine genetische Formel könnte dafür eine Erklärung liefern; es ist eben eine Tatsache der Entwicklungsphysiologie, deren Analyse im

Verein mit der genetischen Erkenntnis den Schlüssel zum Phänomen der Intersexualität liefern muß.

Wir haben schon von unseren ersten Veröffentlichungen an auf die Wichtigkeit dieses Punktes hingewiesen und waren uns auch völlig klar darüber, daß hier der Schlüssel für das ganze Problem liegt. Aber erst nach mehrjähriger Arbeit wurde uns das einfache Gesetz klar, das dem zugrunde liegt und das nun mit einem Schlag alles Unverständliche klärt und die verwickeltesten Einzelheiten selbstverständlich erscheinen läßt. Dies Gesetz lautet:

Die Reihenfolge, in der die Organe intersexueller Individuen sich mit zunehmender Intersexualität in der Richtung auf das andere Geschlecht hin verändern, ist die Umkehr der Reihenfolge der embryonalen (incl. larvalen) Differenzierung. Das heißt somit, daß die Organe oder Teile von Organen, die in der Larve sich zuletzt ausbilden, die ersten sind, die die Zeichen der Intersexualität, Umbildung in der Richtung auf das andere Geschlecht, erkennen lassen; und daß die Organe, die frühzeitig in der Larve sich differenzieren, die letzten sind, die von der intersexuellen Umbildung betroffen werden. Aus diesem Gesetz und seinem Einzelstudium folgt somit die entwicklungsphysiologische Erklärung des Phänomens der Intersexualität:

Ein Intersex ist ein Individuum, das sich bis zu einem bestimmten Punkt seiner Entwicklung mit einem Geschlecht, seinem genetischen (hetero- oder homozygoten = XY oder XX) Geschlecht differenziert und von diesem Punkt an, trotz unveränderter genetischer Beschaffenheit, seine Entwicklung mit dem anderen Geschlecht beendet. Ein intersexuelles Weibchen ist ein genetisches Weibchen ($Mm = XY$), das an einem bestimmten Punkt seiner Entwicklung plötzlich aufhört ein Weibchen zu sein und seine Entwicklung als Männchen vollendet. Ein intersexuelles Männchen ist ein genetisches Männchen ($MM = XX$), das sich bis zu einem bestimmten Punkt seiner Entwicklung als Männchen differenziert, von da an aber plötzlich seine Entwicklung als Weibchen beendet. Das Maß der Intersexualität ist somit nichts als ein Ausdruck für die späte (schwache Intersexualität) oder frühe (hohe Intersexualität) Lage dieses Drehpunktes innerhalb der Entwicklung. Alle Organe, die sich vor dem Drehpunkt differenzieren, zeigen die Charaktere des genetischen Geschlechts,

alle, die sich nachher differenzieren, die des entgegengesetzten Geschlechts. Alle zur Zeit des Drehpunkts differenzierten Organe, für die physiologisch die Möglichkeit der Ent- oder Umdifferenzierung gegeben ist, tun es auch; die aber, für die es eine physiologische Unmöglichkeit ist, bleiben.

Diese Sätze sollen nun im einzelnen bewiesen werden.

I. Die Antennen.

A. Weibliche Intersexualität.

Wir haben gesehen, daß bereits der erste sichtbare Anfang weiblicher Intersexualität Veränderungen an den Antennen in männlicher Richtung erkennen läßt. Einzelne der Seitenfiedern in der Region der Antennen, die etwa $\frac{2}{3}$ der Länge von der Basis entfernt ist, beginnen länger zu werden. Dann werden auch die anderen Fiedern länger und dann schreitet die Verlängerung systematisch mit steigender Intersexualität fort, bis bei starker Intersexualität praktisch männliche Antennen erreicht sind. Die Tatsachen sind in Fig. 97—123, Taf. VI, VII illustriert.

Die wiedergegebenen Photographien bedürfen wohl kaum einer besonderen Erläuterung. Taf. VI, Fig. 97 zeigt die Antennen eines normalen Weibchens. Dann folgen in Fig. 98, 99 die Stadien gerade eben beginnender Intersexualität. Fig. 100—105 zeigen das Verhalten der weiteren Stufen beginnender Intersexualität. Dann folgt in Fig. 106—109 die Reihe schwacher, in Fig. 110—115 mittlerer, in Fig. 116—121 starker und in Fig. 122, 123 höchstgradiger Intersexualität. Die Reihe wird mit dem normalen Männchen Fig. 124 abgeschlossen. Es ist natürlich zu beachten, daß die Individuen dieser Reihe nicht von gleicher Körpergröße sind und die Länge der Fiedern daher im Verhältnis zur Antennenlänge betrachtet werden muß. Wegen der Herkunft der als Beispiel gewählten Individuen s. die Tafelerklärung. Wie erklärt sich dies nun nach oben genannten Gesetzen? In der Raupe sind bekanntlich die Antennen als Imaginalscheiben vorhanden. Sie stellen in diesem Stadium umgestülpte Schläuche dar, die mit der Verpuppung ausgestülpt werden und nun unter der Chitinplatte der Puppenantenne liegen. Als bald beginnt eine Faltung im Schlauch aufzutreten, die sehr schnell zur Bildung der Seitenfiedern führt, die also von Anfang an in ihrer ganzen, beim Weibchen sehr geringen Länge differenziert werden. Schon in einer vier Tage alten

Puppe ist die Antenne in ihrer Form fertig. Sie füllt dabei in keiner Weise den Raum aus, der unter dem antennalen Puppenschild gegeben ist. Weiterhin findet dann nur die innere Differenzierung des Organs statt, bis am Ende der Puppenperiode die Chitinisierung des Organs einsetzt. In diesem Zustand zeigt sie Fig. 20 auf dem Puppenschild.

Die Verhältnisse der intersexuellen Weibchen werden daraus ohne weiteres klar. Wenn der „Drehpunkt“ kommt und die Entwicklung plötzlich eine männliche wird, fangen die Seitenfiedern an, in der Richtung auf die männliche Länge auszuwachsen und sie tun das, bis der Prozeß der Chitinisierung, ein unabhängig determinierter Entwicklungsvorgang, dem Wachstum ein Ende bereitet. Es ist klar, daß daher die Länge der Fiedern um so größer wird, je früher der „Drehpunkt“ in der Puppenzeit liegt. Fällt er aber, bei starker Intersexualität, in den Anfang oder gar vor die Puppenperiode, dann differenzieren sich die Fiedern von Anfang an männlich. Dies zeigt also mit voller Klarheit für die Antennen, daß das Maß ihrer Intersexualität eine Funktion der zeitlichen Lage des Drehpunkts ist.

Interessanterweise wird dies nun noch durch eine merkwürdige Einzeltatsache bestätigt. Eine vergleichende Betrachtung der intersexuellen Typen zeigt, daß die Fiederung der Antennen sichtlich schneller nach der männlichen Seite zu anwächst, als es der Fall wäre, wenn sie die Funktion nur dieses einen Zeitfaktors wäre. Anders ausgedrückt steigt die Intersexualitätskurve der Antennen nicht arithmetisch, sondern geometrisch an. Die Erklärung dafür ergibt sich aus einem Vergleich.

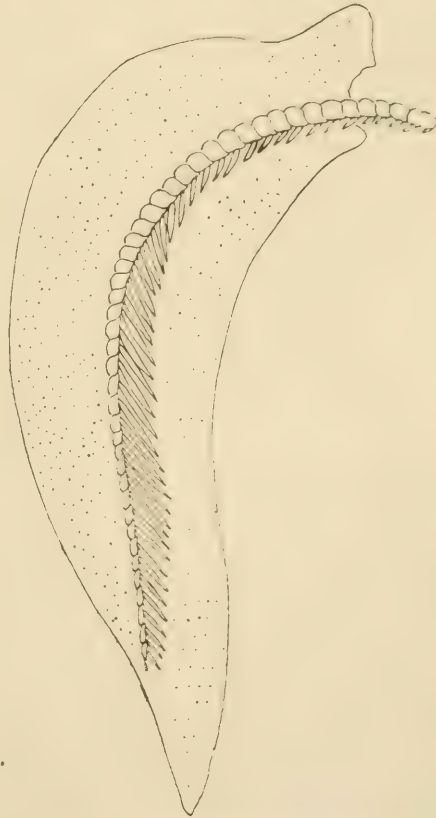


Fig. 20. Pupale Antenne auf ihrem Chitinschild liegend.

der Entwicklungszeiten normaler und intersexueller Weibchen, wobei wir hier nur die Zeit der Puppenruhe in Betracht zu ziehen brauchen. Die Mittelwerte dieser Zeiten waren in einer Reihe von Einzelversuchen unter praktisch identischen Bedingungen in Tagen:

Rasse	normale Weibchen	normale Männchen	Differenz
Hokkaido	14,33	17,75	3,42
Massachusetts	13,5	18	4,5
Schneidemühl	15	17	2
Aomori	15,63	18,63	3
Ogi	16	20,33	4,33
Gifu	12	17,5	5,5
Tripelbastard a	14,43	17	2,57
Tripelbastard b	14,4	18,2	3,8
Tripelbastard c	14,58	19	4,42

Normale Männchen hatten somit im Mittel verschiedenartiger Rassen eine um 3,73 Tage längere Puppenruhe als die entsprechenden Weibchen.

Es zeigt sich nun, daß die Zeit der Puppenruhe bei intersexuellen Weibchen verlängert wird, also ebenfalls mehr männlich wird. Es geht dies aus der folgenden Tabelle hervor, in der die Intersexualitätstypen beginnend, schwach usw. mit I, II, III, bezeichnet sind.

Kreuzung	Typ der Intersexualität	Inters. Weibchen	Normale Männchen	Differenz
Mass \times [(Gif \times Ao) ²]	I III—IV	15 17,5	18,4 18,4	3,4 0,9
Mass \times Ogi	III	17,4	18,6	1,2
(Mass \times Hok) \times Ogi	III	18,4	20,14	1,74
(Mass \times Hok) \times Ao	III—IV	17,08	17,86	0,78
Mass \times [(Ao \times Gif) ²]	III u. III—IV	17,1	18,45	1,35
[(Kum \times Schnei) ²] \times [(Gif \times Ao) ²]	I	16,6	19,46	2,96

Daraus ergibt sich im Vergleich mit der vorigen Tabelle, wenn wir wieder alle Zahlen zusammennehmen, ohne auf spezifische Differenzen der involvierten Rassen Rücksicht zu nehmen:

Differenz normal ♂-normal ♀	3,73 Tage
Differenz normal ♂-♀ beginnend I	3,13 Tage
Differenz normal ♂-♀ mittel I	1,43 Tage
Differenz normal ♂-♀ fast stark I	0,84 Tage

Dies zeigt also, daß intersexuelle Weibchen nicht nur für das Wachstum der Antennenfiedern die Zeit vom Drehpunkt bis zum normalen Einsetzen der Chitinisierung zur Verfügung haben, sondern noch dazu die durch spätere Chitinisierung (längere Puppenruhe) hinzukommende Zeit. Der Fortschritt der Antennenfiederlänge mit steigender Intersexualität ist somit ein geometrischer.

Diesen prinzipiell wichtigen Tatsachen seien noch ein paar kleine Einzelbeobachtungen zugefügt, die schon in früheren Mitteilungen von uns und unserem Mitarbeiter Poppelbaum enthalten sind.

1. Es ist ziemlich häufig, besonders bei beginnender Intersexualität, daß die Verlängerung der Fiedern in der rechten und linken Antenne verschieden ist. Fig. 98, 99 zeigt ein solches Beispiel. Ebenso kommt es aber auch vor, daß innerhalb einer Antenne ihre beiden Fiederreihen sich verschieden verhalten. s. Fig. 22. Solche Störungen der normalen Symmetrie sind recht häufig bei intersexuellen Individuen und werden uns noch vielfach begegnen.

2. Einzelne der Struktureinheiten folgen in der intersexuellen Reihe ebenfalls dem Verhalten der Fiederung. Das trifft für die im männlichen Fühler sehr zahlreichen beim Weibchen nur in geringer Zahl vorhandenen Sinneshaare zu. Ihre Zahl steigt mit steigender Intersexualität. Das gleiche gilt für die Länge der Sinnesborste am Ende der Fieder. Sie ist kurz beim Weibchen, lang beim Männchen, intermediär bei intersexuellen Weibchen. Oft aber sind sie bei diesen noch länger als beim normalen Männchen, wie wir schon früher berichteten (Fig. 21). Wir wiederholen hier eine von Poppelbaum früher veröffentlichte Tabelle, die die Korrelation von Fiederlänge und Sinnesborstenlänge zeigt.

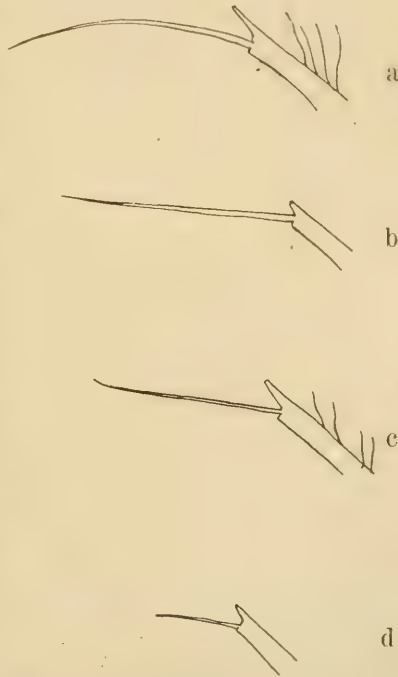


Fig. 21. Freies Ende von Antennenfiederchen. a ♂, b, c ♀ I., d ♀.

Länge der Antennenfiedern und Sinnesborsten (Einheit ca. 14μ).

T y p	10. Fieder	Sinnes- borste	20. Fieder	Sinnes- borste	30. Fieder	Sinnes- borste	40. Fieder	Sinnes- borste	Längste Sinnes- borste
Männchen	150	25	215	27	190	18	70	10	31
absteigende	140	25	160	26	150	25	100	13	35
Serie inter- sexueller	120	40	140	32	113	21	70	13	40
dispar. \times japy	80	35	100	32	90	26	60	15	35
und japy Br.	70	29	120	25	110	32	60	15	34
Weibchen aus	56	12	80	15	60	10	48	7	26
dispar. \times japy	67	17	49	7	45	7	34	6	18
und japy Br.	35	13	35	8	38	8	33	6	15
	32	8	34	7	38	6	30	4	9
Weibchen	24	10	31	11	31	12	35	9	12

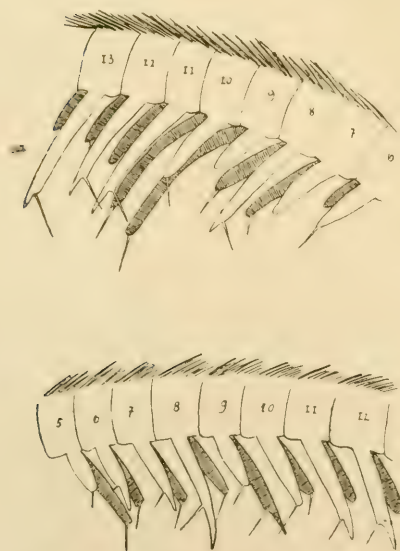


Fig. 22. Entsprechende Glieder unregelmäßig gezahnter Antennen eines intersexuellen ♀.

Ein systematisches morphologisches und entwicklungsgeschichtliches Studium könnte natürlich noch mancherlei Einzelheiten dieser Art zutage fördern.

B. Männliche Intersexualität.

Intersexuelle Weibchen und Männchen sind im Verhalten der Antennenfiederung prinzipiell verschieden. Während bei ersteren die Fiederung das erste sichtbare Zeichen von Intersexualität ist, haben intersexuelle Männchen bis hinauf zu mittlerer Intersexualität völlig normale männliche Antennen (Taf. IV, V). Nach unseren vorherigen Ausführungen wundert uns das nicht weiter; denn wir wissen ja, daß die Antennenfiedern sich sehr frühzeitig in der Puppe differenzieren.

Und wenn es auch verständlich war, daß die kurzen Fiedern des Weibchens nach dem Drehpunkt in die Länge wuchsen, so könnte man schwerlich erwarten, daß lange Fiedern des Männchens nach ihrer Differenzierung nochmals zusammenschrumpfen. So wird die anfangs paradox erscheinende Tatsache zu einer prachtvollen Bestätigung des Zeitgesetzes der Intersexualität.

In den höheren und höchsten uns bekannten Stufen männlicher Intersexualität aber findet sich etwas sehr Merkwürdiges: Gewöhnlich ist die äußere der zwei Fiederreihen jeder Antenne normal männlich, die innere Reihe aber ist entweder völlig weiblich oder basal weiblich und peripher männlich mit Übergängen dazwischen. Fig. 125—130, Taf. VII illustrieren dies Verhalten von Männchen der Zuchten XA 50 und 51 (s. o.). Hier hätten wir einen schönen Prüfstein der Theorie: Die Erklärung müßte sein, daß der Drehpunkt bald nach der Verpuppung in die Zeit der Fiederdifferenzierung fällt und daß die innere Fiederreihe sich nach der äußeren differenziert und zwar in der Richtung von der Peripherie zur Basis. Wir konnten leider bisher die betreffenden entwicklungsgeschichtlichen Studien noch nicht anstellen.

II. Die Flügelform.

Die Form der Flügel intersexueller Tiere bietet einen weiteren schönen Beleg für die Interpretation. In Kürze ist die Haupttatsache die, daß die intersexuellen Weibchen bis zur starken Intersexualität hinauf die weibliche Flügelform beibehalten. Und erst bei starker Intersexualität beginnen sie männliche Form anzunehmen. Bei den intersexuellen Männchen dagegen haben schon auf etwa mittleren Stufen die Flügel eine mehr oder minder weibliche Form. Ein Blick auf die Tafeln zeigt dieses Verhalten. Während nun die Flügel normal geschlüpfter intersexueller Weibchen keinerlei Defekte zeigen, sind die Flügel intersexueller Männchen schon von den höheren Graden schwacher Intersexualität ab stets aufgebogen, gewölbt, verkrumpelt und breiten sich selten bei der Entfaltung glatt aus. (Wie auffallend dies ist, geht daraus hervor, daß einer unserer Mitarbeiter, dem die Interpretation unbekannt war, diese Männchen stets als verkrüppelt notierte.) Die abgebildeten Tiere lassen dies noch erkennen, indem sie schlecht gespannt aussehen.

Die Erklärung für diese Tatsachen ist sehr einfach. Die Form des Flügels ist bereits in der Imaginalscheibe einigermaßen gegeben. Wenn bei der Verpuppung der Flügelsack ausgestülpt wird, hat der häutige Puppenflügel bereits in den Grundzügen die Form des späteren Flügels. Die intersexuellen Weibchen bis zum Grad „stark“ sind nun solche, bei denen der „Drehpunkt“ erst nach der Verpuppung kommt. Der in der Flügelscheide fixierte Sack kann dann kaum mehr seine oblonge Form in eine kurze, dreieckige verwandeln. Stark intersexuelle Weibchen aber, ebenso wie höchstgradig intersexuelle, sind solche, bei

denen der Drehpunkt vor der Verpuppung liegt und daher der eingestülpte Flügelsack der Imaginalscheibe noch die Möglichkeit hat, seine Form durch differentielles Wachstum zu ändern. Je nach der Zeit, die dann noch bis zur Verpuppung verbleibt, wird dies mehr oder minder durchgeführt, und so können hier noch einige Übergänge von weiblicher zu männlicher Flügelform erscheinen. Es sei übrigens bemerkt, daß hier wie in allen intersexuellen Organen, gelegentlich Störungen der Symmetrie durch Vorseilen einer Seite vorkommen. Taf. II, Fig. 31 zeigt ein solches stark intersexuelles Individuum, bei dem die Flügel rechts noch mehr weiblich sind als links.

Bei den intersexuellen Männchen ist die Situation anders. Während ein einmal in der Flügelscheide fixierter Larvenflügel sich kaum mehr verkürzen kann, kann in einem männlichen Puppenflügel sehr wohl ein Längenwachstum in der Flügelfläche stattfinden. Da aber das Flügelchen in seiner Scheide fixiert ist, so kann das Wachstum nicht regulär sein, und so kommt der merkwürdige verkrumelte und gewölbte Flügel zustande, ein Gebilde, dessen Flächenwachstum bei kaum veränderlicher Form stattfand. Auch hier kann die weitere embryologische Untersuchung manches Neue zutage fördern.

III. Das Abdomen.

Wie alle anderen Organe zeigt auch das Abdomen die verschiedenen Intersexualitätsstufen in Form, Größe, Farbe, Behaarung. Wir sehen hier zunächst von der Farbe ab, die später mit der Flügelfärbung besprochen wird.

A. Weibliche Intersexualität.

Form und Größe des Abdomens sind bei den niederen Stufen weiblicher Intersexualität noch typisch weiblich, wie die Abbildungen zeigen. Die Größe bleibt auch so bis hinauf zur mittleren Intersexualität vom Aomorityp. Erst dann finden wir allmählich bei starker Intersexualität die Abnahme der Größe, die allmählich zu einem männlichen Abdomen führt. Die Form des Abdomens aber wird im wesentlichen durch die Art der Behaarung bestimmt. Das weibliche Abdomen erscheint hinten abgestumpft und abgerundet infolge des dichten Pelzes von Afterwolle. Dazu kommt noch, daß die letzten Segmente mit dem Legeapparat gewöhnlich eingezogen sind. Das männliche Abdomen erscheint hingegen zugespitzt durch den Haarpinsel, den es am Ende

trägt, der die nicht zurückziehbaren Kopulationsorgane verdeckt. Die Afterwolle, wie auch die übrige wollige Behaarung des weiblichen Abdomens verschwindet allmählich im Übergang zur mittleren Intersexualität und macht der glatt anliegenden männlichen Behaarung und dem Endpinsel Platz. Im einzelnen unterliegt aber dieser Prozeß beträchtlichen Variationen und scheint zeitlich sehr unregelmäßig vor sich zu gehen, so daß eine unendliche Fülle von scheinbaren Mosaikbildungen entsteht durch Beimischung von männlicher Behaarung zur weiblichen. Am Ende der mittleren Intersexualität stehen dann gewöhnlich Abdomina, die mit der Dicke des weiblichen Abdomens die Form des männlichen verbinden (Fig. 29, Taf. II). Bei den höchsten Stufen der Intersexualität ist dann die Form im allgemeinen männlich. Aber es kommen recht häufig Verbiegungen des Abdomens, Defekte in der Behaarung und dergleichen Irregularitäten vor, die eine Einzelinterpretation schwer machen. Sie mögen z. T. durch die Schwierigkeiten des Ausschlüpfens verursacht sein, es können aber auch Hemmungs- und Defektbildungen sein. Wir sehen deshalb von Einzelbeschreibungen ab und verweisen auf die Abbildungen unserer Arbeit von 1912. Dagegen müssen wir noch einen anderen Punkt erwähnen, der eine sehr bemerkenswerte Illustration zum Zeitgesetz der Intersexualität liefert. Es ist dies die früher schon erwähnte Besonderheit der intersexuellen Weibchen vom Aomorityp. Ihre gesamte Organisation beweist, daß es Weibchen sind, für die der Drehpunkt direkt nach der Verpuppung einsetzte. Nun ist ja der Umfang des Abdomens durch die Größe der Puppe bedingt und diese wieder durch das Wachstum und die Fettspeicherung der Raupe in den letzten Stadien. Die Puppen dieses Typus sind denn auch große, typisch weibliche Puppen. Dagegen entwickelt sich nun in ihnen, wie wir später sehen werden, das Ovar nicht, so daß an Stelle der beim Weibchen den Leib anfüllenden Hunderte von Eiern nur eine kleine embryonale Drüse vorhanden ist. So wird denn auch das Reservefett, das zum Wachstum der Eier verbraucht werden sollte, nicht benutzt und der Leib des ausschlüpfenden intersexuellen Weibchens ist prall mit einer braunen Flüssigkeit gefüllt, nämlich Blut mit abgebautem Reservematerial. Aus der Flüssigkeit fallen in Alkohol reichlich Kristallplättchen aus. Da die Flüssigkeit sichtlich ein größeres Volum einnimmt als die Eier, sind die Intersegmentalmembranen ausgedehnt, der Leib aufgedunsen und den Tieren gelingt es daher gewöhnlich nicht, aus der Puppenhülle herauszukommen. Und auch bei Geburtshilfe passiert es oft, daß das dünne, gespannte Chitin des Abdomens reißt.

Wie schon gesagt, ist dies ein sehr schönes Beispiel für das Prinzip. Es zeigt, wie das Einsetzen des Drehpunktes plötzlich alle weibliche Entwicklung endet: und wie dann das, was nicht mehr geändert werden kann, hier die Dicke des Abdomens und die Reservestoffe, nun in ein ganz paradoxes Verhältnis zu den anderen Teilen geraten: Das Maß des Abdomens ist weiblich, aber seine Form ist männlich. Die Reservestoffe für den Aufbau des Eidotters sind vorhanden, finden aber keine Verwendung. Die Größe der Puppenhülle ist angepaßt für den Umfang des Eischatzes im Abdomen, paßt aber nicht für den flüssigkeitsgeschwollenen Leib. Das dicke weibliche Abdomen ist hergerichtet, um die heranwachsenden Eiröhren zu bergen. Aber die Eiröhren wachsen nicht und das Abdomen bleibt leer.

B. Männliche Intersexualität.

In den ersten Stufen männlicher Intersexualität ist das Abdomen, wenn wir wieder von der Farbe absehen, noch männlich. Es nimmt aber etwa mit beginnender mittlerer Intersexualität weibliches Aussehen an, in erster Linie dadurch, daß die Behaarung weiblich wird. Die Körperbehaarung wird wollig und am Hinterende findet sich echt weibliche Afterwolle. Der Leib selbst ist zunächst kaum dicker als der männliche, erscheint bloß dicker durch den Haarpelz. In den höchsten beobachteten Stadien männlicher Intersexualität ist aber auch das Abdomen selbst breiter als beim Männchen, ja so dick wie bei einem kleinen Weibchen. Die Abbildungen der Tafeln IV, V illustrieren die Tatsachen besser als weitere Beschreibungen. Es fehlen aber die stets zu Sektionen verwendeten Leiber der extremsten Individuen. In Fig. 96 ist der Umriß des Leibes eingezeichnet.

Es sei übrigens hier nochmals auf die entwicklungsmechanisch hoch bedeutsame Tatsache hingewiesen (die sich bei männlicher wie weiblicher Intersexualität ergab), daß die Dicke des Abdomens nichts mit der Größe des Eierstocks zu tun hat, sondern unabhängig determiniert ist (s. auch die bekannten Experimente Meisenheimers).

IV. Die Geschlechtsorgane.

Weitaus das interessanteste Material für die Analyse der Intersexualität findet sich begreiflicherweise im Geschlechtsapparat. Wir beginnen mit

A. Die Gonaden.

Zum Verständnis des intersexuellen Verhaltens der Gonaden ist die Kenntnis ihrer normalen Entwicklung erforderlich. Wir schicken daher einen kurzen Abriß voraus.

a) Die Entwicklung der normalen Geschlechtsdrüsen.

Die männliche Drüse. In der gerade aus dem Ei geschlüpften Raupe finden sich im 5. Abdominalsegment ein paar nierenförmige

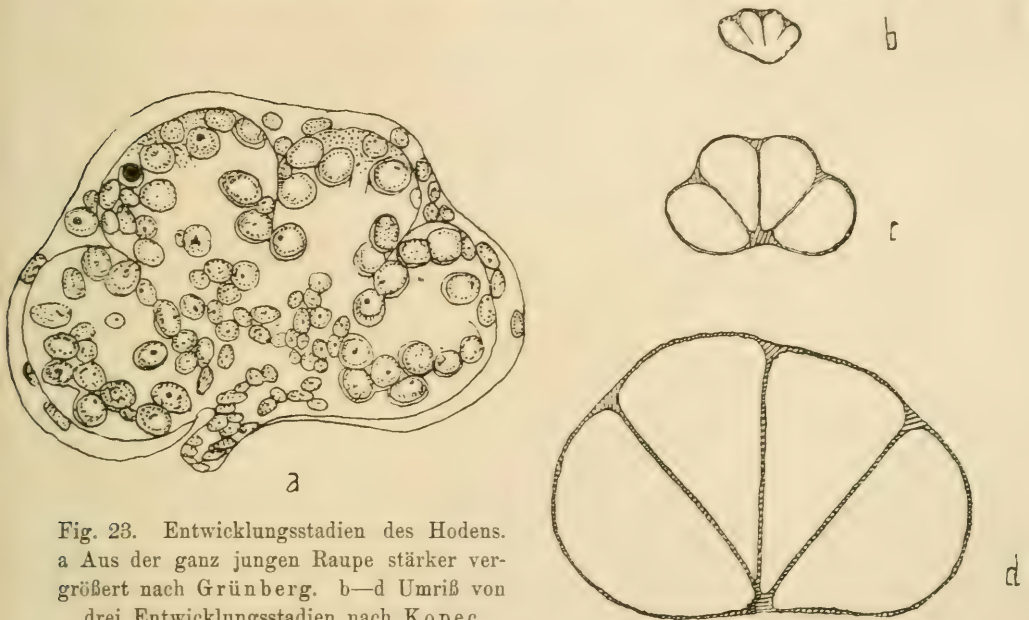


Fig. 23. Entwicklungsstadien des Hodens.
a Aus der ganz jungen Raupe stärker vergrößert nach Grünberg. b—d Umriß von drei Entwicklungsstadien nach Kopec.

Hoden, die bereits die Einteilung in die vier Hodenfächer erkennen lassen. Im Verlauf der Raupenentwicklung ändert sich in der groben Morphologie der Drüse sehr wenig, dagegen findet die Spermatogenese statt, die bereits zur Zeit der 4. Häutung der Raupe zur Bildung reifer Spermatozoen geführt hat. Etwa zur Zeit der Verpuppung verschmelzen die beiden nierenförmigen Hoden zu einem einheitlichen kugeligen Gebilde, an dessen Hinterrand die beiden vasa deferentia inserieren. Das Bindegewebe, das den fertigen Hoden bedeckt, ist dorsal dunkel pigmentiert, Fig. 23 gibt ein paar Stadien der Hodenentwicklung wieder.

Der Eierstock. Das Ovar der eben ausgeschlüpften Raupe ist von dem Hoden kaum verschieden, außer daß die Insertion der Ausführungsgänge nach außen statt nach innen gekehrt ist(?) Der Unterschied

der Gonaden wird aber sehr bald deutlich, einmal indem die Ovarien stets viel kleiner sind als gleichaltrige Hoden, sodann, indem die Kammern des Eierstockes zu den Eiröhren heranwachsen (Fig. 24).

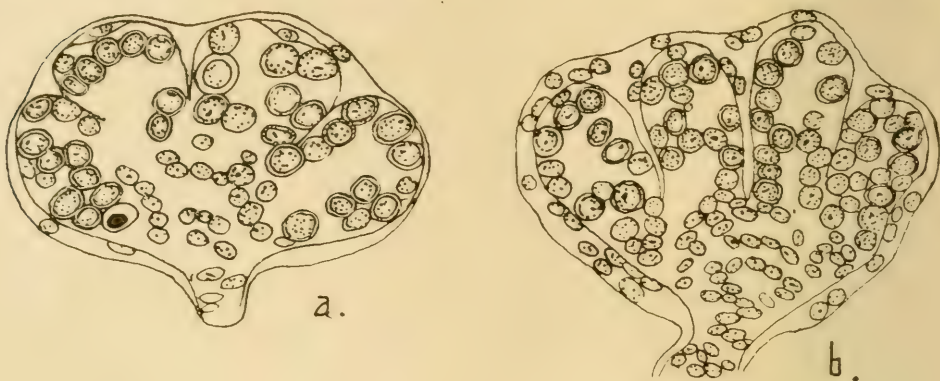


Fig. 24. Ovarialentwicklung. a, b Jüngste Stadien vergrößert nach Grünberg.

Allmählich wachsen sie so in die Länge, daß sie sich dicht aufknäueln und der ganze Knäuel ist dann in ein lockeres Bindegewebe eingebettet.

So sieht dann der Eierstock in den älteren Raupenstadien aus. Im Innern der Eiröhren geht aber allmählich die Differenzierung der Gruppen von Ei- und Nährzellen vor sich, die Eier treten in ihre Wachstumsperiode ein und die charakteristischen Eikammern der Insekten bilden sich. Bei der jungen Puppe erleidet nun die noch recht kleine Drüse eine merkwürdige Veränderung; die Eiröhren werden hinten aus der bindegewebigen Hülle herausgezogen, wie es Fig. 25 von einer jungen Puppe zeigt. Dann erst beginnt das Hauptwachstum und die Eiröhren wachsen zu den langen, den ganzen Leib erfüllenden Gebilden des Schmetterlings heran (Fig. 26). (Wegen aller hier nicht

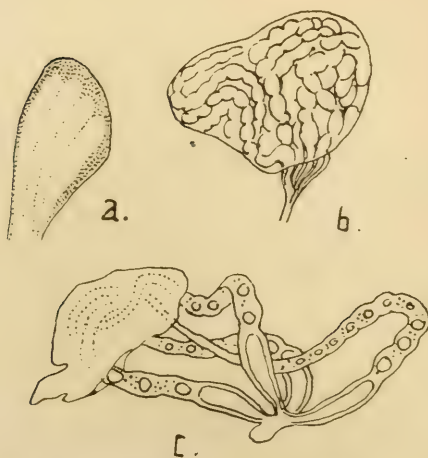


Fig. 25. Umrißskizzen der Eierstocksentwicklung nach Meisenheimer. a Junge Drüse. b Die aufgeknäuelten Eiröhren der älteren Raupe. c Die Lösung der Röhren aus der Bindegewebshülle in der Puppe.

weiter benötigten Einzelheiten s. die Arbeiten von Toyama, (Grünberg¹⁾, Verson und Bisson).

b) Die Gonaden intersexueller Weibchen.

In Weibchen mit beginnender und schwacher Intersexualität findet man stets völlig normal erscheinende Eierstöcke, gefüllt mit reifen

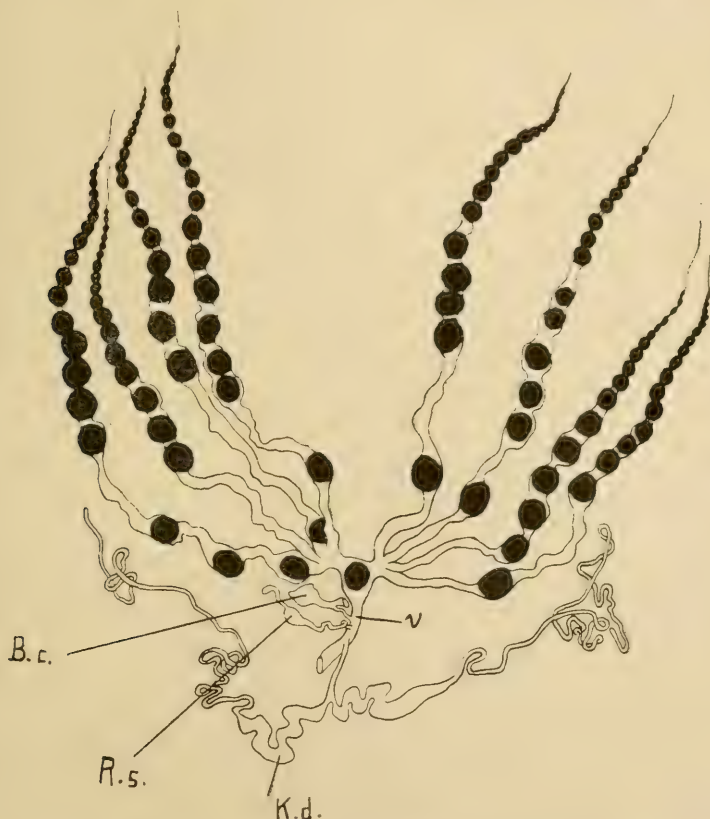


Fig. 25. Weibliche Genitalien von *dispar* nach Meisenheimer.
B. c. Bursa copulatrix. K. d. Kittdrüse. R. s. Recept. seminis v. Vagina.

Eiern, die von ihrer chitinen Schale umgeben sind. Wenn man ihr Aussehen mit dem von Eierstöcken normaler Puppen vergleicht, so entspricht es genau dem letzten Viertel der Puppenruhe (9.—12. Tag in

¹⁾ Grünberg, K., Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Z. wiss. Zool. 74, 1903. Hier Literatur.

unserem Vergleichsmaterial). Aber schon bei einigen schwach intersexuellen Weibchen fällt es auf, daß nur ein kleiner Teil distal gelegener Eier die Chitinschale gebildet hat, die anderen sind noch nackt. Bei Weibchen mittlerer Intersexualität wird es dann deutlicher, daß der Eierstock sich nicht fertig entwickelt hat. Zunächst erscheint er zwar



Fig. 27. Sektionsskizze des Eierstocks eines stark intersexuellen Weibchens von X A 59.

äußerlich ziemlich normal, aber es fällt auf, daß die Zahl nicht ausgewachsener Eier größer wird im Vergleich zu der Zahl erwachsener. Je weiter dies geht, umso lockerer wird auch die Anordnung der Eiröhren, die nun nicht mehr so dicht zusammengepackt die Leibeshöhle ausfüllen wie normalerweise. Ein Vergleich mit dem Puppeneierstock lehrt, daß die Gonaden etwa auf dem Stadium einer Puppe im dritten Viertel ihrer Entwicklung stehen (6.—8. Tag). In den höheren Stufen mittlerer Intersexualität finden wir dann Eierstöcke, die nur noch einen Teil der Leibeshöhle füllen. Die Röhren sind distal nicht verschlungen, so daß alle 8 Röhren, jede mit 4—8 erwachsenen Eiern, deutlich gesondert liegen. Nur die Endfäden der Röhren sind aufgewunden. Eierstöcke solchen Zustandes findet man in normalen Puppen vom 5. und 6. Tage. Dann folgen

in den höchsten Graden mittlerer Intersexualität kleine, im Hinterende der Leibeshöhle liegende Eierstöcke, bestehend aus 8 kurzen Röhren mit nur einem oder keinem erwachsenen Ei, einer kurzen Perlschnur unreifer Eier, während die Endfäden zu einer dichten Masse verschlungen erscheinen. In Fig. 27 ist eine Sektionsskizze eines solchen Eierstocks wiedergegeben. Er stellt im wesentlichen äußerlich den Zustand in einer 3—4 Tage alten Puppe dar.

Weitere Stufen finden sich dann in intersexuellen Tieren vom Aomorityp, denen wir schon früher einen Intersexualitätsgrad zwischen mittel und stark zugesprochen hatten. Bei ihren extremen Individuen finden wir weit hinten im Abdomen ein paar oft ungleich große Gonaden mit je einem Ausführungsgang. Ihre Oberfläche ist meist unregelmäßig

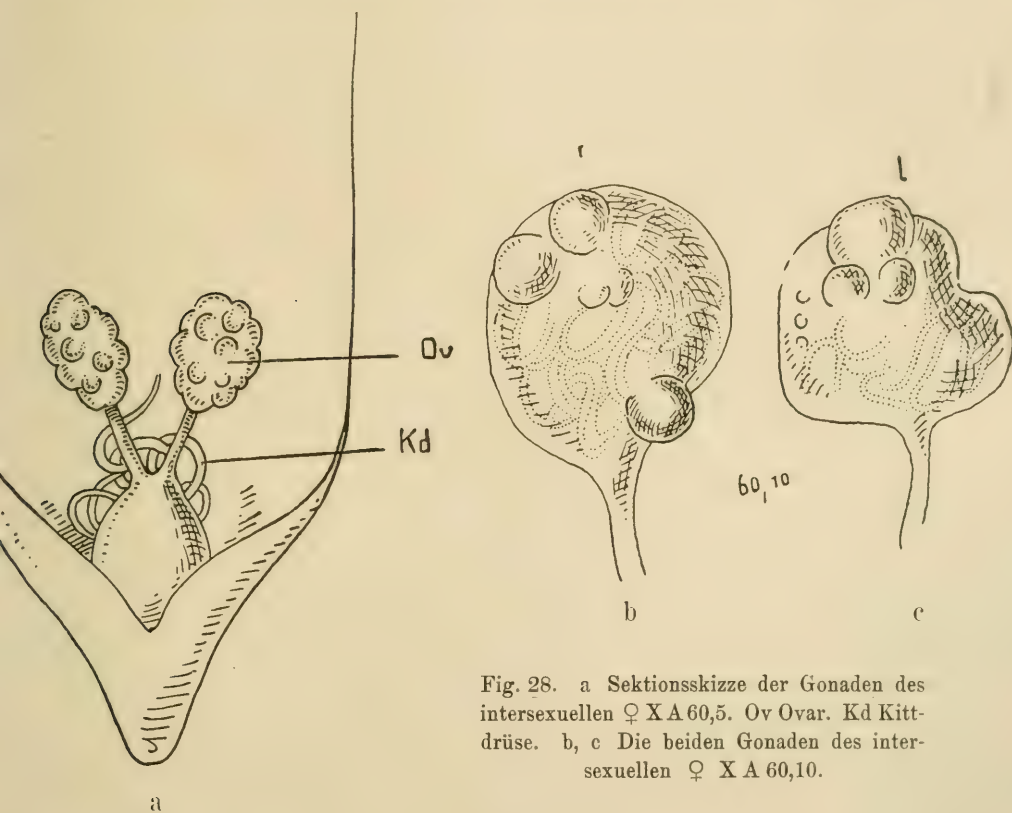


Fig. 28. a Sektionsskizze der Gonaden des intersexuellen ♀ XA 60,5. Ov Ovar. Kd Kittdrüse. b, c Die beiden Gonaden des intersexuellen ♀ XA 60,10.

gestaltet; abgesehen davon und der Lage hinten im Abdomen erscheinen sie wie die Ovarien frisch verpuppter normaler Weibchen. Fig. 28 zeigt Skizzen dieser Befunde.

Ehe wir weitergehen, müssen wir nun die histologischen Befunde nachtragen. Äußerlich erscheinen die intersexuellen Ovarien einfach als auf einer fortschreitend früheren Stufe des Puppenlebens stehengebliebene Eierstöcke. Die histologische Untersuchung lehrt aber, daß dies nicht der Fall ist, sondern daß die fortschreitende Intersexualität mit einer fortschreitenden Dedifferenzierung des Ovars Hand in Hand

geht. Von den Stadien mittlerer Intersexualität an, die einer etwa halbfertigen Puppe gleichen, beginnen in den proximalen Teilen der Eiröhren Veränderungen, die man am einfachsten als Auflösung aller Ordnung beschreiben kann. Die sämtlichen Elemente der Eiröhren, Eizellen, Nährzellen usw. geben ihre gegenseitigen Lageverhältnisse auf und schließen sich zu Massen von Zellen und Zellgruppen unregelmäßig zusammen und zwar bleiben die Elemente der einzelnen Eiröhren beisammen und sind von denen der anderen Röhren durch Bindegewebsmassen getrennt. Die peripheren Teile der Eiröhren mit den mehr oder weniger gereiften Eikammern werden aber von dem Prozeß nicht betroffen. Zu gleicher Zeit aber sammeln sich da, wo die Dedifferenzierung statt hat, unendliche Mengen von Phagocyten an, so daß wir nun das Bild einer richtigen Histolyse vor uns haben. Besser als lange Beschreibungen illustrieren die Situation die Mikrophotogramme.

Fig. 150 zeigt ein Stück eines Schnittes durch die Gonade eines mittelintersexuellen Weibchens vom Typ *Mass* \times *Ogi*, es ist ein Stück vom proximalen Teil der Eiröhre getroffen, in dem bereits die Auflösung beginnt. In Fig. 151, 154 finden wir Schnitte durch verschiedene Teile der Gonade des gleichen Weibchens der Kombination *Mass* \times *Gif II*. Fig. 151 zeigt einen noch fast normalen Eiröhrenteil, während Fig. 154 einen Abschnitt wiedergibt, der sich bereits in der Umwandlung zum Hodenfach befindet.

In den letzten Stadien mittlerer Intersexualität, Gonaden vom Typus der Textfiguren 27, 28, wird es nun ganz klar, wohin der Prozeß führt. Die zusammengeklumpten Massen der zugrunde gehenden Ovarialzellen verdrängen mehr und mehr das zwischen den Eiröhren des jungen Ovars liegende Bindegewebe, das somit zu dünnen Scheidewänden zwischen den 4 Eirohrklumpen wird. Damit wird aber im Rohen eine Struktur erreicht, die der des Hodens mit seinen 4 Hodenfächern (und ebenso des embryonalen Ovars) entspricht. Die in Fig. 28, 29 abgebildeten Organe könnten also auch bereits als Hoden bezeichnet werden, oder indifferente Geschlechtsdrüsen gefüllt mit zugrunde gehendem Eierstocksmaterial. Das histologische Aussehen solcher Gonaden geht aus der Fig. 153 hervor, die wohl keiner besonderen Beschreibung bedürfen. Einzelheiten der phagocytären Zerstörung des Eimaterials bei stärkerer Vergrößerung zeigt Fig. 152¹⁾.

¹⁾ Es sei hier bemerkt, daß die beschriebenen Photogramme leider nach recht schlechten Präparaten angefertigt werden mußten. Der Grund dafür ist, daß das Gesamtmaterial von 1917 gleichzeitig in einem elektrischen Thermostaten eingebettet wurde,

Damit aber sind wir an einem Stadium angelangt, das sich direkt an die schon in einer früheren Arbeit abgebildeten anschließt: sie seien der Vollständigkeit halber z. T. hier wiederholt. In den höchsten Stadien der Intersexualität finden sich dann die noch fehlenden Übergänge vom Ovar zum Hoden. Direkt an die letzten Bilder schließt sich die in Fig. 29 reproduzierte Gonade an. Die beiden Ovarien sind zusammengewachsen, wie es die Hoden bei der Verpuppung tun. Die Oberfläche läßt die einzelnen Follikel erkennen und das Schnittbild zeigt innerhalb der morphologischen Bildung eines Hodens noch die dem Untergang geweihten Gruppen vom Eierstockselementen (Fig. 155).

Und nun beginnt von der Wand des hodenartigen Organs aus die Spermatogenese einzusetzen und in den Schnitten von höchstgradig intersexuellen Weibchen sehen wir dann verschiedene Stufen der allmählichen Auflösung der Ovarialelemente und fortschreitende Füllung der Follikel mit Spermatozoen (Fig. 160). In dem Organ Fig. 156 sind überhaupt nur noch zwei Ovarialzellen im Schnitt sichtbar und der Hoden eines Weibchenmännchens Fig. 161 dürfte überhaupt nicht mehr von dem eines echten Männchens Fig. 157 zu unterscheiden sein.

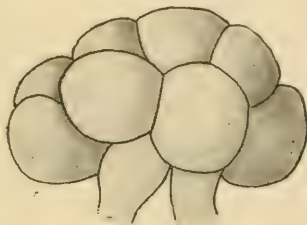


Fig. 29. Traubige Zwitterdrüse eines Weibchenmännchens.

Es scheint uns kaum nötig, der klaren Sprache dieser Tatsachen lange Erörterungen zuzufügen. Es ist handgreiflich, daß das Verhalten des Ovars bei weiblicher Intersexualität dies ist: Mit dem Einsetzen des „Drehpunkts“ hört sofort die Entwicklung des Eierstocks auf. Als bald beginnt die Cytolyse und Dedifferenzierung, gefolgt von der Umbildung in einen Hoden. Auf je früheren Stadien des Puppenlebens der Drehpunkt liegt, umso weiter ist die Umbildung bei der Imago gediehen. Liegt der Drehpunkt aber noch vor der Verpuppung, so wird in fortschreitendem Maße die Umbildung in einen Hoden möglich.

Für die Stadien der Intersexualität, die durch das Eintreffen des Drehpunkts zur Zeit der Verpuppung oder später erzeugt werden, gibt der Vergleich mit der normalen Ovarentwicklung eine zuverlässige Möglichkeit der Bestimmung der Zeit des Drehpunkts. Für die Gonaden

dessen Regulation versagte und alle Objekte überhitzte. Leider machten die Zeitverhältnisse es seitdem unmöglich, neues Material einzulegen. Wenn auch für feinste histologische Studien unbrauchbar, so zeigen die Präparate doch alles für unsere Analyse Entscheidende. Dieses Jahr werden wir endlich wieder die gleichen Stufen erhalten.

der höchsten Grade der Intersexualität ist das nicht ohne weiteres möglich, da, abgesehen von der fortschreitenden Differenzierung innerhalb der Eiröhren, die Ovarien morphologisch sich wenig mehr zwischen den jungen Raupenstadien und der Verpuppung verändern.

Die genaue Zeitpunktsbestimmung würde also hier eine entwicklungsgeschichtliche Analyse verlangen. Das einzige, was wir bisher in dieser Richtung tun konnten, ist: Von der Kultur T 14, 1913, deren Resultat, nämlich 337 Männchen, 71 Weibchenmännchen früher genannt wurde, wurden nach der 4. Häutung 7. Raupen getötet und die Gonaden geschnitten. Davon waren sechs Hoden und eine ein Ovar. Das deutet somit darauf hin, daß der Drehpunkt für Weibchenmännchen mit Zwitterdrüsen zwischen 4. Häutung und Verpuppung liegt. Eine andere Stichprobe betrifft die Zucht Dd 1912, die ergeben hatte 135 Männchen, 15 Weibchenmännchen, 9 Extraweibchen. Von dieser Kultur, die sonst praktisch keine Sterblichkeit aufwies, wurden auf verschiedenen Stadien 26 Gonaden fixiert. Sie zeigten: 10 typische Hoden, 2 intersexuelle Hoden, 12 typische Ovarien und 2 verwachsene Ovarien bei spinnreifen Tieren. Diese waren also schon in intersexueller Umwandlung. Im ganzen waren es also 10 Hoden, 2 Hoden mit Eiern, 14 Ovarien. Da auch nach der 4. Häutung die reinen Ovarien vorhanden waren, so stimmt dieser Befund mit dem Vorhergehenden überein. Wir können also wohl sagen, daß wenigstens für einen Teil der hoch- und höchstgradigen intersexuellen Weibchen der Drehpunkt nach der 4. Häutung liegt.

Es bleibt nun noch die letzte Stufe intersexueller Umwandlung übrig, die vollständige Geschlechtsumkehr. Um für sie die Lage des Drehpunkts festzustellen, wurden 1916 eine Anzahl ganze Gelege der bekanntlich nur Männchen ergebenden Kreuzung Schnei \times Ao getrennt gezogen und nach jeder Häutung eine ganze Kultur abgetötet und die Gonaden präpariert und geschnitten. Das Resultat der mühseligen Arbeit war: ausschließlich Hoden. Demnach liegt in diesem Fall der Drehpunkt entweder schon in der Embryonalentwicklung oder die Entwicklung ist von Anfang an männlich.

c) Die Gonaden intersexueller Männchen.

Die Hoden von Männchen der niederen Intersexualitätsstufen unterscheiden sich äußerlich nicht von normalen Hoden, außer durch das Fehlen der dunkeln Pigmentierung der Bindegewebshülle. Mit der Zunahme der Intersexualität wird der Hoden größer und läßt sich nicht

mehr gut vom umgebenden Bindegewebe trennen. Auf den höheren Stufen der mittleren Intersexualität finden wir dann alle Übergänge von kaum verwachsenen bis zu richtig paarigen Gonaden, also den Zustand etwa zur Zeit der Verpuppung. Die Organe dieser Stufe haben aber nicht

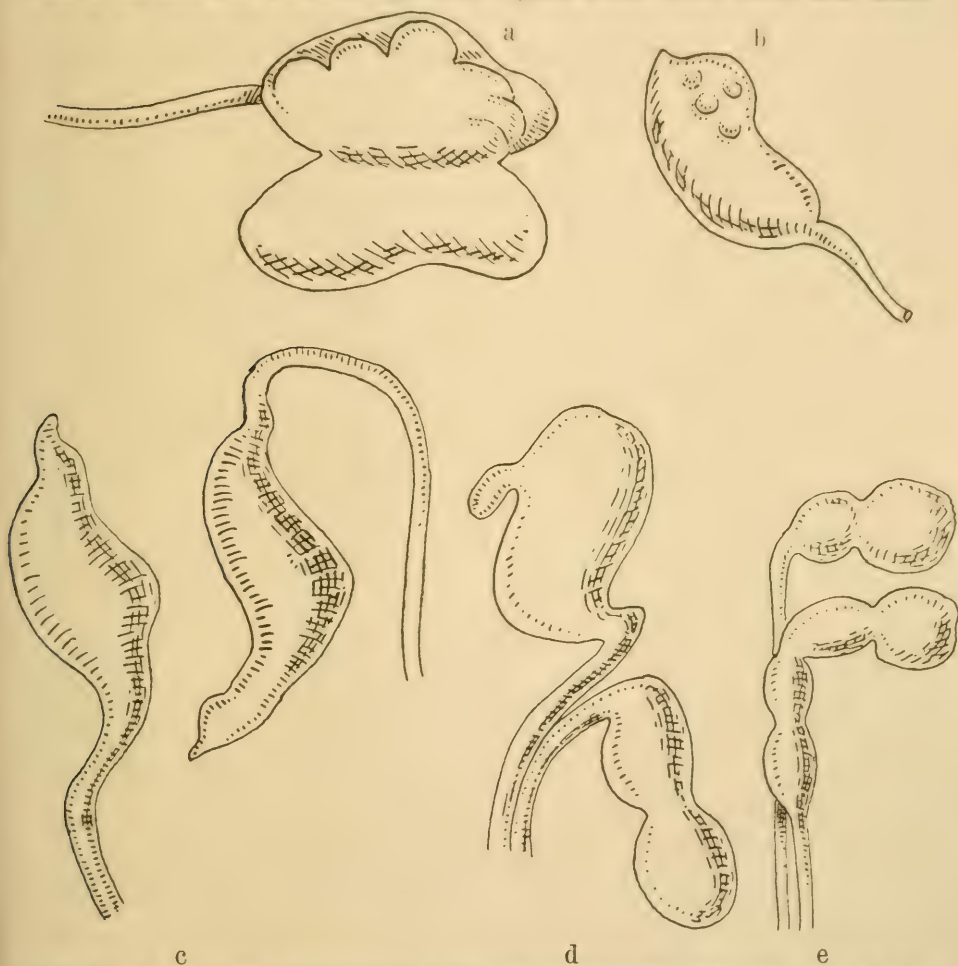


Fig. 30. a Nicht völlig verwachsene Hoden eines intersexuellen Männchens aus X A 51. b einer der unverwachsenen Hoden eines ebensolchen Männchens. c Die beiden Hoden in situ des intersexuellen Männchens X A 51,7. d, e Sektionsskizzen der paarigen Hoden intersexueller Männchen von V A 44.

die charakteristische Nierenform junger Hoden, sondern erscheinen erst kugelig, dann länglich wurstförmig, wobei makroskopisch kaum festzustellen ist, wo der Hoden aufhört und das vas deferens anfängt (s. Fig. 30). Weiter gehen die Umbildungen in dem bisher vorhandenen Material nicht.

Was nun die innere Struktur der Hoden betrifft, so bieten sie mit steigender Intersexualität ein Bild steigender Degeneration. Zunächst fällt auf, daß die atypischen Spermatozoen in riesigen Bündeln den Hoden erfüllen und die typischen Spermatozoenbündel fast verschwinden lassen. Diese letzteren knäueln sich auf und liegen in dichten Ballen beisammen und dazwischen finden sich Mengen von Phagocyten und Klumpen degenerierender Plasmamassen. Also auch hier das Bild der Histolyse, wie es in der Fig. 162 illustriert ist. In den am meisten intersexuellen Hoden, die wir kennen, erscheinen endlich die Hodenfollikel sehr reduziert und zusammengepreßt durch eigenartig gefaltete Epithelialröhren, die in das Organ hineinwachsen. Sie erweisen sich als 4 Auswüchse des vas deferens, die so nichts anderes darstellen, als die 4 speziellen Eileiter, die sich beim Weibchen an jede Eiröhre ansetzen! (Fig. 158, 159, s. Anm. S. 126).

Sehr bemerkenswert ist das Verhalten der Ur-Geschlechtszellen. In der großen Mehrzahl der untersuchten intersexuellen Hoden sind sie nicht bemerkbar. In einer Zucht aber hatten alle schwach intersexuellen Männchen im Hoden Inseln von Eiröhrengewebe mit unregelmäßig durcheinander geworfenen Ei- und Nährzellen (Abbildung bei Poppelbaum 1914). Eines der mittelintersexuellen Männchen, das den gleichen Zustand aufwies, ließ erkennen, wie das zustande kam. An dem stumpfen Ende eines Follikels lagen ganz frei Gruppen von Urgeschlechtszellen, die sich in typischer Weise in Ei- und Nährzellen differenziert hatten. Man vergleiche die Fig. 163, Taf. X aus diesem Hoden (neben den Ureizellgruppen liegen Spermatozoenbündel) mit den wohlbekannten Bildern der Ei- und Nährzellendifferenzierung in der sich entwickelnden Eiröhre. Diese Gruppen wachsen dann im Hoden unregelmäßig und unkoordiniert heran, wie Fig. 164 vom gleichen Hoden zeigt, in welchem Schnitt eine Ei- und eine Nährzelle getroffen ist. Es ist wohl anzunehmen, daß eine richtige Eientwicklung die vorherige Umbildung der Follikel in Eiröhren erfordert, was wohl nur auf einem höheren Stadium der männlichen Intersexualität gelingt, als es uns bisher vorliegt. Wie erklärt sich nun dies unregelmäßige Verhalten der Geschlechtszellen bei männlicher Intersexualität? Wir möchten annehmen, daß es darin seinen Grund hat, daß in der erwachsenen männlichen Raupe die Spermatogenese normalerweise schon durchgeführt ist. Es dürften dann im allgemeinen im Hoden keine indifferenten Urgeschlechtszellen mehr übrig sein, die, wenn der Drehpunkt kommt, noch eine Entwicklung zu Ei- und Nährzellen einschlagen können. Nur wenn zufällig noch solche Zellen vor-

handen sind, beginnen sie auch alsbald zu Eiern usw. heranzuwachsen und dann erhalten wir Hoden wie die abgebildeten.

Alles in allem genommen illustriert also auch das Verhalten der intersexuellen männlichen Gonade, obwohl noch nicht durch die ganze Reihe hindurch bekannt, das so oft genannte Gesetz der Intersexualität.

B. Die Kopulationsorgane.

Neben dem Verhalten der Gonaden ist das der Begattungsorgane das wichtigste und interessanteste Kapitel in der Physiologie der Intersexualität. Hier haben wir Organe vor uns, die, aus verschiedenen Teilen verschiedener Herkunft zusammengesetzt, bei den beiden Geschlechtern grundverschieden sind. Die absonderlichen Kombinationen aber, die bei den intersexuellen Individuen auftreten, werden in wunderbarer Weise durch das Zeitgesetz der Intersexualität erklärt. Wenn unsere ganze Arbeit nichts zutage gefördert hätte als diese Serie und ihre Erklärung, so wäre sie als ein Erfolg zu betrachten¹⁾.

a) Die Kopulationsorgane der normalen Geschlechter.

Der Kopulationsapparat beider Geschlechter ist ein Produkt des 9. und 10. Abdominalsegments, (12. und 13. Segment in der üblichen Bezeichnung). Beim Weibchen tritt dazu noch das 8. (11.) in gewissem Sinn hinzu.

a) Das weibliche Organ. Der Hauptteil des weiblichen Organs besteht aus den beiden klappenförmigen Labien, deren Lage am Hinterleibsende Fig. 31a von der Ventralseite und Fig. 31b schräg von der Seite gesehen zeigen. Ventral finden sich zwischen den Labien die Vaginal- und Afteröffnung, eingefasst von einer schwachen Chitinfranse, die sich vorn keulenförmig erweitert, dem Analconus (A. c.). Proximal und dorsal zeigen die Labien einen kleinen Fortsatz und an dieser Stelle entspringt ein nach vorn ragender Chitinstab, die 2. Apophyse. Es ist eine Muskelinsertion und Führung für das Hinterleibsende, das zusammen mit dem davor liegenden 8. Segment eine teleskopartig vorstreckbare Legeröhre bildet. Vergleichend anatomisch und entwicklungs-

¹⁾ Die intersexuellen Umwandlungen des Kopulationsapparates wurden schon teilweise in unseren Untersuchungen 1912 u. 1914 und von Poppelbaum 1914 beschrieben. Den damaligen Beschreibungen lagen aber noch nicht vollständige Serien zugrunde, was es mit sich brachte, daß einzelne Teile, besonders bei den ersten Umwandlungen des Heroldschen Organs, falsch interpretiert wurden. Nach dem Folgenden ist es leicht, die irrtümlichen Bezeichnungen zu korrigieren.

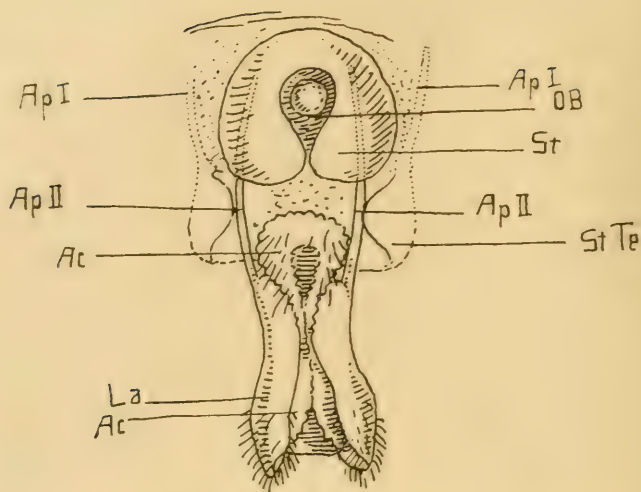


Fig. 31a.

Chitintteile des normalen weiblichen Kopulationsorgans von der Ventralseite. Ac Analconus. Ap I, II Apophysen. La Labien. OB Ostium bursae, St Sternitplatte des Bursasegments, St, Te Tergiteil des Bursasegments.

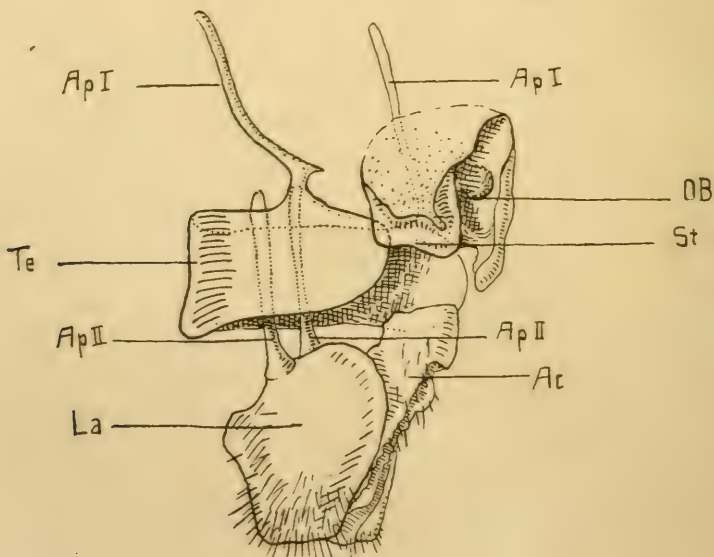


Fig. 31b.

Chitintteile des normalen weiblichen Kopulationsapparates, fast von der Seite gesehen (ein wenig ventral). Ac Analconus. Ap I, II Apophysen. La Labien. OB Ostium bursae. Te Tergit. St Sternit des Bursasegments.

geschichtlich stellen die Labien (s. Schema Fig. 33) das Tergit des 10. Segments resp. rückwärts gerichtete Auswüchse des Tergiten dar. Der Analkonus entspricht dem Sterniten dieses Segmentes, oder auch richtiger einem posterioren Auswuchs des Sterniten. Von dem 9. Segment ist nahezu nichts chitiniert als ein Stückchen des Tergiten, der mit den Labien verwachsen ist. Es ist das die Ansatzstelle der Apophysen und die Apophysen selbst. Dies ist der eigentliche Kopulationsapparat.

Beim Weibchen tritt noch in Beziehung dazu das umgebildete 8. Abdominalsegment. Sein Sternit (St) ist in eigenartiger Weise spangenförmig um das Ostium der Bursa copulatrix chitiniert, wie

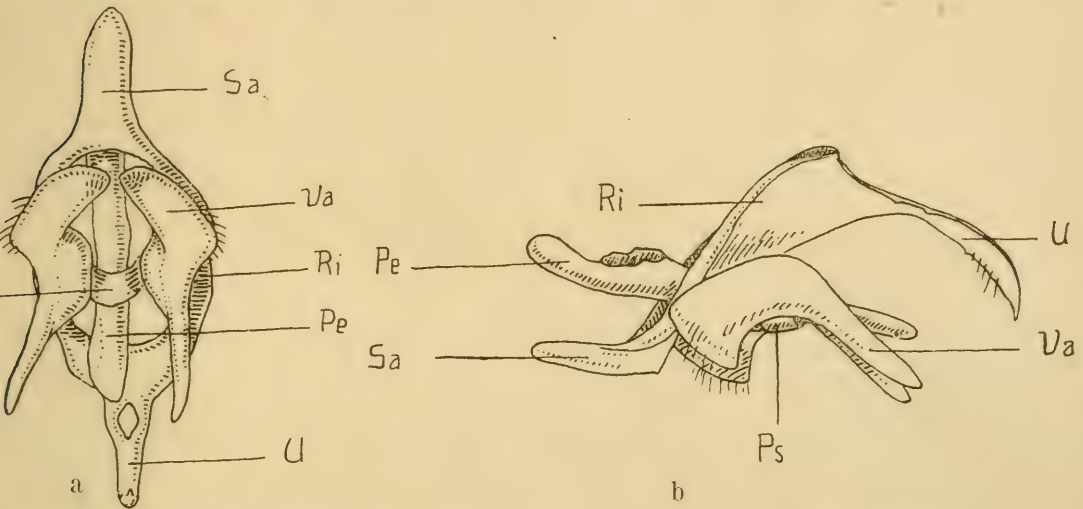


Fig. 32. Normaler männlicher Kopulationsapparat; a von ventral, b lateral (links).
Pe Penis. Ps Penisscheide. Ri Segmentring. Sa Saccus. U Uncus. Va Valve.

Fig. 31 a, b (O. B.) zeigt. Der Tergit (Te) aber ist eine hinten breitere, seitlich verschmälerte Spange, von der dorsal nach vorne ebenfalls zwei Apophysenstäbe ausgehen (Ap. I.).

β) Das männliche Organ. Das auf den ersten Blick recht verwickelt aussehende männliche Begattungsorgan geht aus dem 9. und 10. Abdominalsegment hervor. Fig. 32 a, b zeigt es wieder in Ventral- und Lateralansicht. Das 9. Segment ist vollständig chitiniert in Gestalt eines etwas in die Länge gezogenen Chitinrings von charakteristischer Gestalt, der sich schräg gestellt dem 8. Abdominalsegment anschließt (Ri). Ventral buchtet er sich nach vorne zu einem langen Blindsack (dem Saccus) aus (Sa), seitlich ist seine Wand flügelartig verbreitet. Dorsal

setzt er sich nach hinten in einen fingerförmig gebogenen Haken von charakteristischer Gestalt, den Uncus (U) fort. Er ist morphologisch

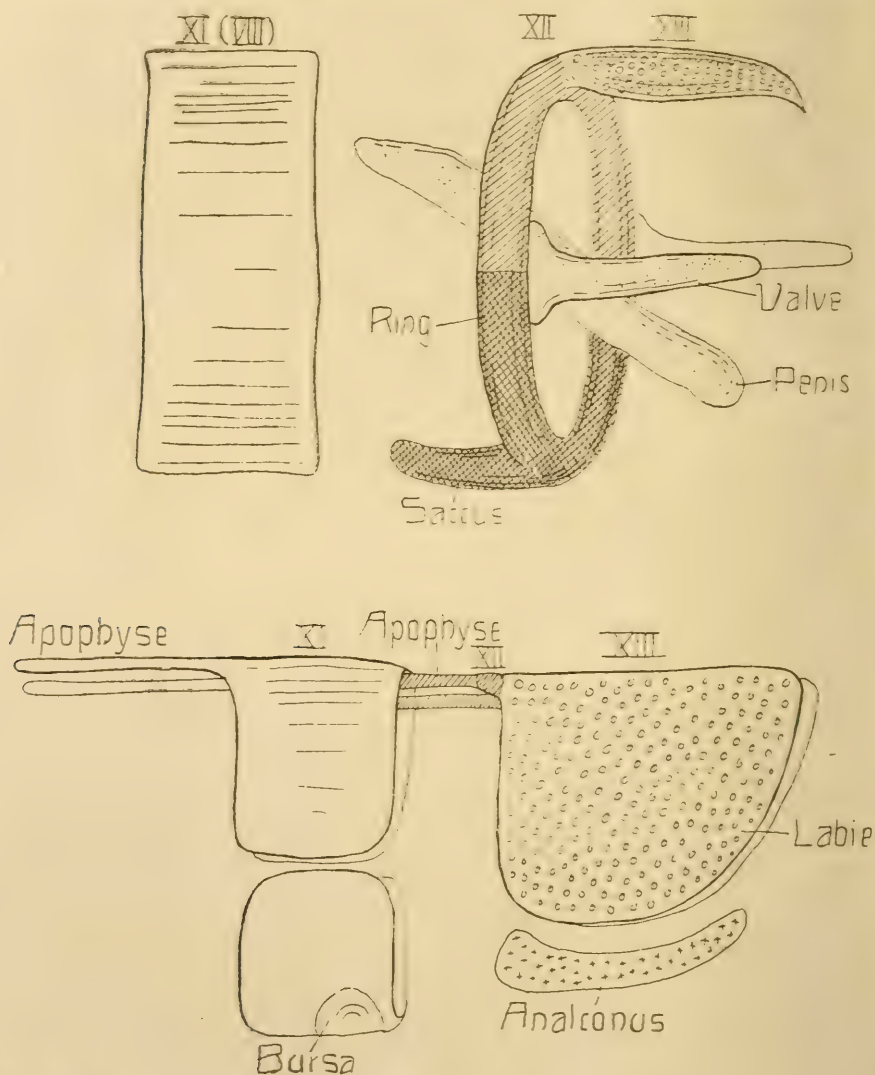


Fig. 33. Schematische Darstellung der Homologien von männlichem (oben) und weiblichem (unten) Kopulationsapparat. Homologe Teile gleich schattiert.

den weiblichen Labien homolog, gehört also dem 10. Abdominalsegment an; er ist aber beim Schwammspinner unpaarig. Zu diesen Teilen

kommen nun noch drei Bildungen, die kein Homologon im weiblichen Geschlecht haben: 1. Zwei lateral gelegene Zangen, die Valven (V), zwischen ihnen ein langes Rohr, der Penis (P), und quer über den Penis gelegt ein Chitinstück, die verhärtete Wand der Penisscheide (Ps). Alle diese Teile sind nicht segmentaler Natur, sondern gehören morphologisch der Intersegmentalmembran zwischen 9. und 10. Segment an.

In Fig. 33 haben wir schematisch die beiderlei Organe in Seitenansicht gezeichnet und die homologen Teile gleichartig schraffiert; die Kenntnis dieser Homologien ist unerlässlich für das Verständnis der intersexuellen Umwandlungen.

γ) Entwicklungsgeschichte. Von größter Wichtigkeit für uns ist natürlich die Reihenfolge und Art der Differenzierung dieser Teile während der Larvenentwicklung¹⁾.

Sie ist sehr genau für den männlichen Apparat bekannt, vor allem durch Zander. Der wichtigste Punkt ist, daß bereits in der Raupe die Anlage von Valven und Penis in Gestalt des Heroldschen Organs gegeben ist. Dies ist eine uterusartige Einstülpung am Hinterrand des 9. Segments. Noch während der Raupenzeit erheben sich auf dem Grund dieser Tasche zwei Zapfen, die sich alsbald jeder wieder in zwei gliedern. Die beiden inneren Zapfen, die später miteinander verschmelzen, sind die Pisananlagen, die beiden äußeren die Valven. Wenn die Raupe sich verpüpft und dabei die Organe der engen Tasche in eine weite Mulde an der ventralen Körperoberfläche gelangen, verdecken die plattenförmigen Anlagen der Valven den dahinter liegenden Penis. Im Anfang der Puppenperiode entwickeln sich besonders die Valven zu großen flachen Platten, die dann allmählich ihre definitive Modellierung annehmen, womit auch der zuerst zapfenförmige Penis folgt. Erst gegen das Ende der Puppenruhe aber gehen die Veränderungen am 9. Segment vor sich, die es später zum Ring chitinisieren lassen, während von dem 10. Segment ein Fortsatz nach hinten auswächst, der sich zum Uncus differenziert. In Fig. 34 sind ein paar Stadien dieser Entwicklung schematisch im Anschluß an Zanders Befunde wiedergegeben.

Die Reihenfolge der Differenzierung ist also: sehr früh in der Raupe Herolds Organ; vor der Verpuppung Beginn von Valven und

¹⁾ Verson u. Bisson: Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge usw. Zeitschr. wiss. Zool. 61, 1896.

Zander, E.: Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Ztschr. wiss. Zool. 74, 1903.

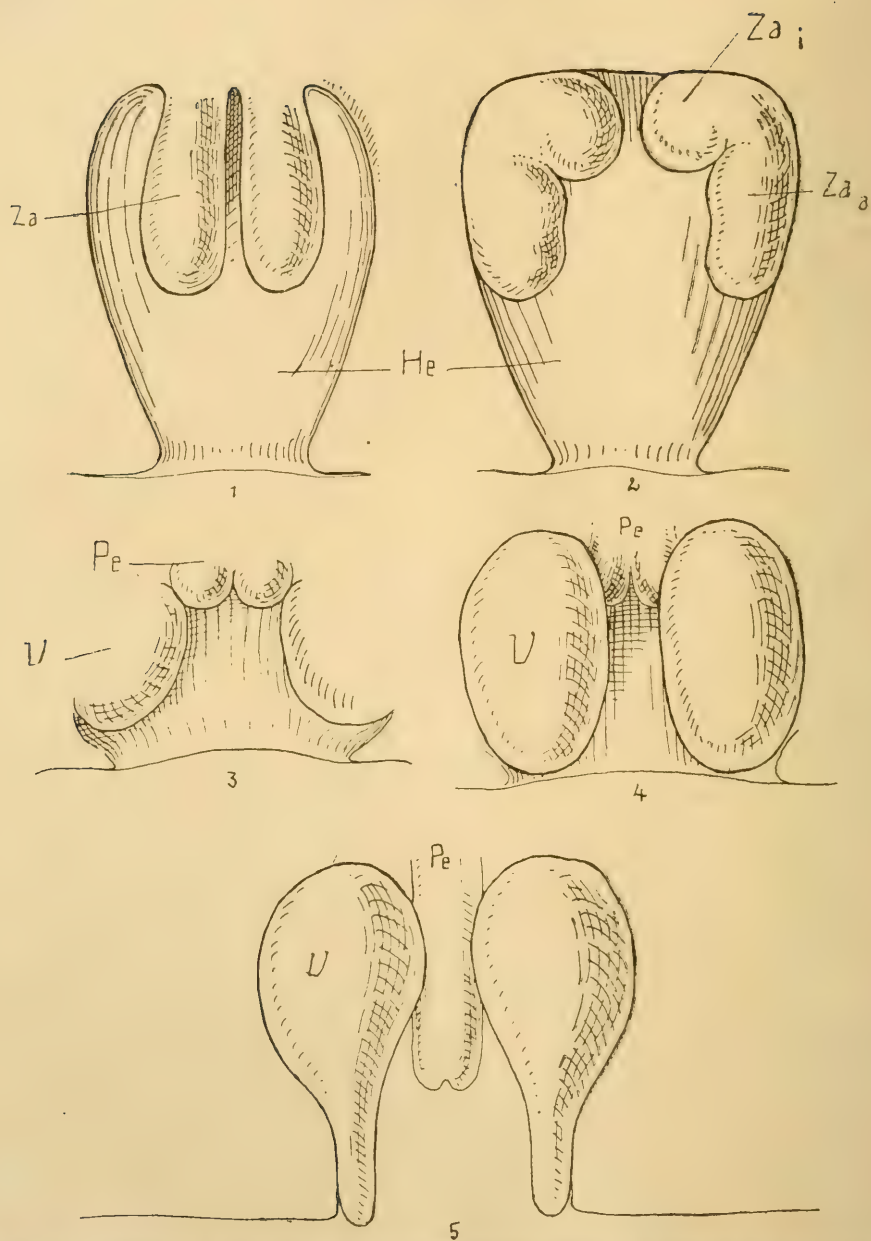


Fig. 34. Schema der Entwicklung des Heroldschen Organs im Anschluß an Zanders Untersuchungen. Za Zapfenpaar, später in innere (Za_i) und äußere (Za_a) differenziert. Erstere ergeben die Penisanlage (Pe), letztere die Valven (V). He Herolds Tasche.

Penis; nach der Verpuppung erst Penis und Valven und zuletzt Segmentring und Uncus.

Der weiblichen Raupe fehlt das Heroldsche Organ vollständig. Es kommt also nur die letzte Puppenperiode für die Ausbildung des Kopulationsapparates in Betracht, wenn homolog dem Uncus die Labien aus dem letzten Segment auswachsen und schließlich das wenige chitiniert, was vom 9. Segment im weiblichen Apparat vorhanden ist. Während dieser letzten Vorgänge wird auch die Vaginalöffnung von dem Ostium bursae weg an das Hinterleibsende verlagert.

Die Chitinisierung der männlichen Teile ist stärker (mit dickem, braunem Chitin) als die der weiblichen.

b) Der Kopulationsapparat intersexueller Weibchen.

Bei gerade beginnender Intersexualität ist der Kopulationsapparat normal und diese Weibchen sind ja auch fruchtbar. Erst bei schwacher Intersexualität beginnen dann die Veränderungen in der Richtung auf die männlichen Organe. Die ersten Zeichen zeigen sich etwa gleichzeitig an Labien, Vaginalkonus und 8. Segment (Bursa). Die Labien zeigen sich etwas verkürzt und manchmal am Hinterende verschmälert. Der Vaginalkonus verkürzt sich, was wohl die Unmöglichkeit der Eiablage mit sich bringt. Von der Basis der Apophysen wachsen ventral wie dorsal Fortsätze aus, die Anlagen der dorsalen und seitlichen Teile des Chitinrings des 9. Segments. Zwischen der Basis der rechts- und linksseitigen Analkegelhälften tritt ein Chitinstück auf, die Anlage des Sternitteils des Segmentrings. Und dies formt sich allmählich zu einem nierenförmigen Stück um, das seinerseits seitliche Fortsätze aussendet, die dann der Apophysenbasis entgegenwachsen und wenn sie sich vereinigt haben, die Seitenteile des 9. Segmentrings bilden. In diesem Stadium, das nun schon der mittleren Intersexualität angehört, haben wir also einen dorsal noch offenen Chitinring des 9. Segments mit schlanken Seitenspannen und nierenförmigem ventralen Teil. Dorsal ragen nach vorn rudimentäre Apophysen und nach hinten in ihrer Form schon veränderte Labien. Das nierenförmige Ventralstück des Rings aber umschließt an seinem Hinterende spangenförmig eine Einsenkung. Der letzte Schritt dieser ersten Serie ist dann, daß sich der Ring auch dorsal schließt, daß die ventrale nierenförmige Platte völlig in den Ring inkorporiert wird und daß die beiden Labien ihre Form so verändern, daß sie wie ein Zwischending zwischen Labien und Uncus erscheinen. Das die Bursa copulatrix enthaltende 8. Segment hat dabei allmählich

seinen speziellen Chitinisierungstyp aufgegeben und ist zu einer ziemlich gleichmäßigen Chitinisierung gelangt, wobei die Stelle des ostium durch dünneres Chitin gekennzeichnet ist. In allen diesen Stadien erscheint die Chitinisierung in kräftigerem, dunklerem Chitin, als es beim normalen Weibchen der Fall ist.

Diese allgemeine Charakterisierung der ersten intersexuellen Umwandlungen sei nun durch eine Einzelbetrachtung charakteristischer Bilder ergänzt.

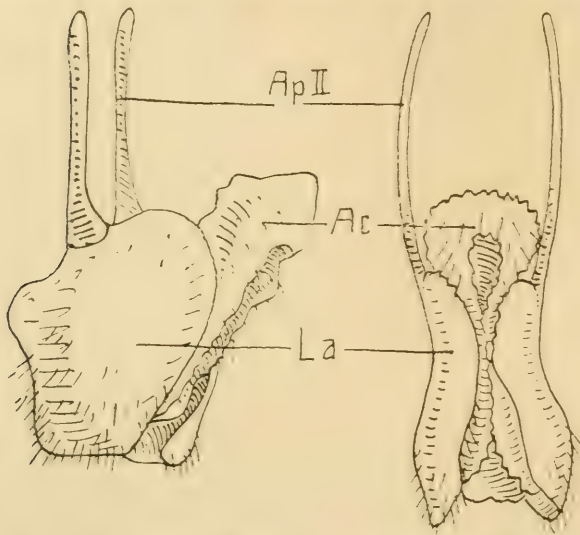


Fig. 35. Normales Weibchen. Kopulationsapparat ohne Bursaapparat von der Seite und von der Ventralseite gesehen.

In Textfig. 35 sind nochmals die Chitintteile des weiblichen Apparates in Lateral- und Ventralansicht herausgezeichnet, die für die intersexuellen Umwandlungen in Betracht kommen, also unter Weglassung des die Bursa copulatrix tragenden Segments. Textfig. 36 zeigt die gleichen Teile von einem noch fruchtbaren Weibchen gerade erst beginnender Intersexualität vom Typus Massachusetts \times Gifu I.

Die Verkürzung der hinteren Schenkel des Analconus ist die erste sichtbare Veränderung. Fig. 37 zeigt einen, ebenfalls fruchtbaren Typus beginnender Intersexualität vom Typus Kumamoto \times Gifu II wieder in Ventral- und Lateralansicht. Der Analconus ist verkürzt und liegt nicht mehr so eng zwischen den Labien. Zwischen seinen Basalteilen erscheint ein dunkles Chitinstück, der Beginn der Chitinisierung des Sternits des 9. Segments (St). Die Apophysen setzen sich von den Labien ab und bilden knorrige Fortsätze, den Beginn der Chitinisierung der lateralen und dorsalen Teile des Segments (Ri). Das Chitin ist kräftig und braun. Die noch schaufelförmigen Labien sind in Gestalt und Lage nicht mehr ganz vom weiblichen Typus. Fig. 38 zeigt ein folgendes Stadium vom Typus Massachusetts \times Gifu II. Dies führt

schon in die schwache Intersexualität mit meist unfruchtbaren Tieren. Der Analconus ist wieder verkürzt, das vor ihm liegende Sternitstück

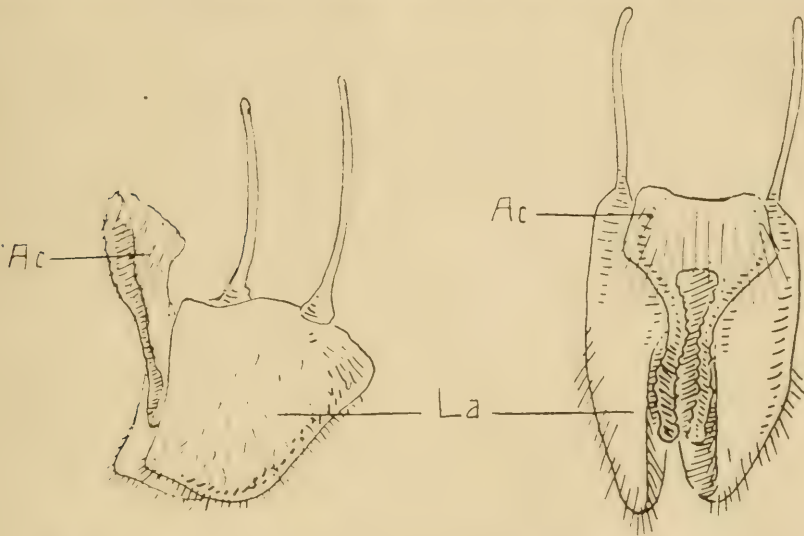


Fig. 36. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchens aus X A 46.
Links von der Seite, rechts ventral.

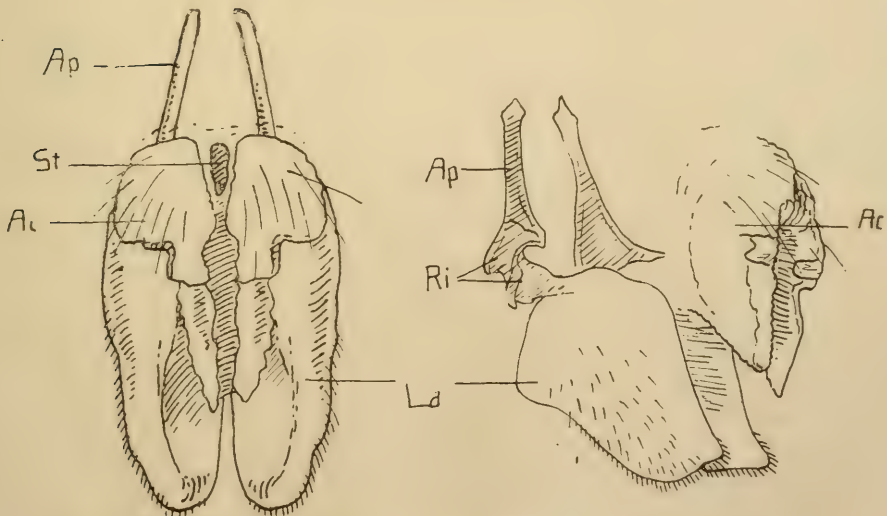


Fig. 37. Kopulationsorgan des intersexuellen Weibchens X A 54,9. Links von der Ventralseite, rechts von der rechten Seite (ein wenig ventral). Ri Beginn der Ringbildung. St erste Chitinisierung des Sternits.

größer, die zum Chitinring auswachsenden Fortsätze der Apophysenbasis länger. Mit Fig. 39 kommen wir zu einem Individuum, das an der

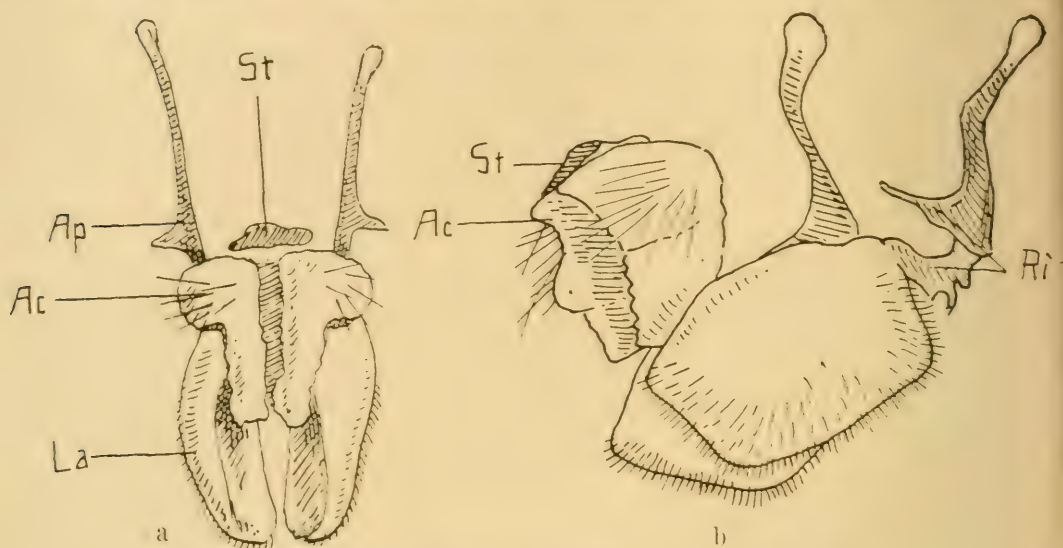


Fig. 38. Kopulationsorgan des intersexuellen Weibchens X A 49,3.
a ventral und b lateral gesehen.

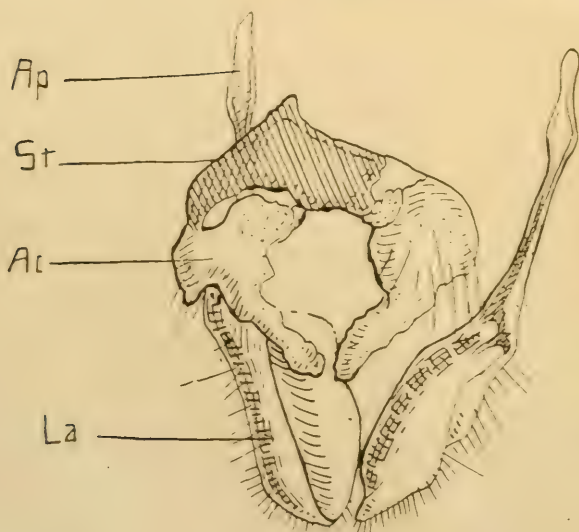


Fig. 39. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens X A 59,16 von ventral—links. St Sternitbildung.

Grenze von schwacher und mittlerer Intersexualität steht, ein Minus-individuum der Kreuzung Massachusetts \times Ogi. Der Sternit ist zu einer größeren Platte dunklen Chitins chitiniert und verschmilzt ventral und lateral mit dem nur dünn chitinierten Analconus, dessen Hälften auseinanderweichen. Die Labien spitzen sich hinten schon etwas nach Art eines Uncus zu. Die zum Segmentring auswachsenden Fortsätze der Apophysen-

basis sind auf der annähernd ventral aufgenommenen Zeichnung nicht sichtbar, sind aber auf der fast lateral aufgenommenen Photographie des gleichen Apparates in Tafel VIII, Fig. 132 kenntlich.

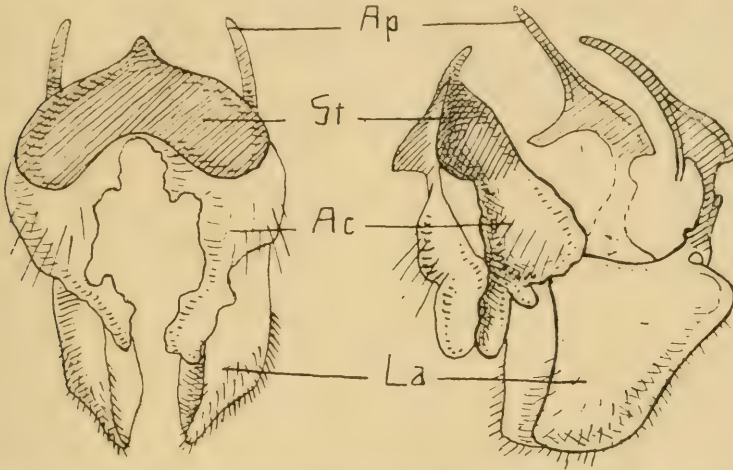


Fig. 40. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens X A 47,31. Links ventral, rechts lateral gesehen.

Zwischen den auseinanderweichenden Hälften des Analkegels liegt der Eingang in eine tiefe Mulde. Textfig. 40 zeigt ein folgendes Stadium vom Beginn mittlerer Intersexualität, unfruchtbar wie alle folgenden, Kreuzung Massachusetts \times Ogi. Der Sternit ist zu einer schönen nierenförmigen Platte chitinisisiert, an der der Rest des Analconus hinten ansitzt. Alles andere ist ähnlich wie vorher. In Fig. 41,

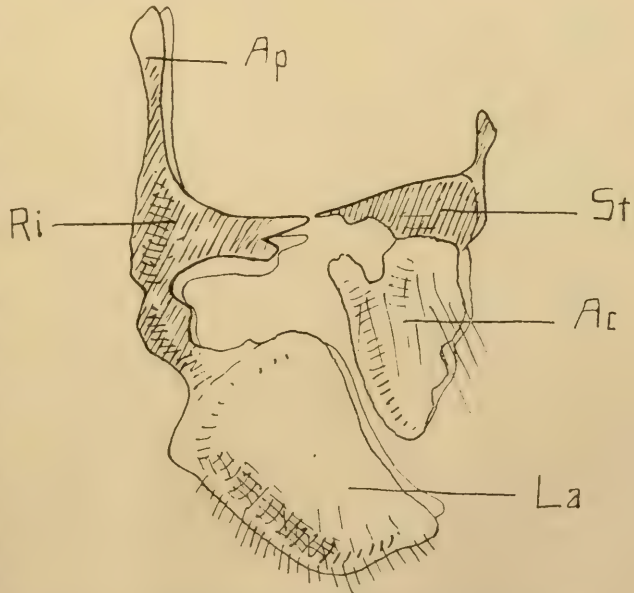


Fig. 41. Kopulationsorgan von der Seite gesehen des intersexuellen Weibchens X A 59,10.

mittlere Intersexualität gleicher Kreuzung, von der Seite gesehen, erkennen wir den Fortschritt in der Chitinisierung des 9. Segmentrings durch sich entgegenwachsende Fortsätze des Sternits und der Apophysenbasis. In Fig. 42 von der gleichen Kreuzung ist der Vorgang durch Verwachsen zum Ring ventral und lateral abgeschlossen. Nur dorsal (Fig. 42 c) ist der Ring noch offen, aber zackige Fortsätze (Te) deuten bereits die

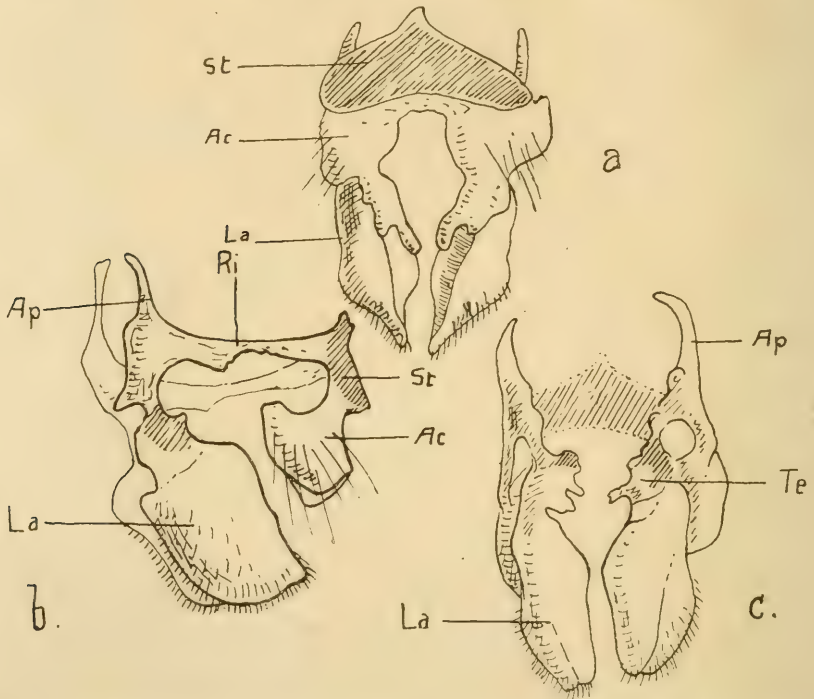


Fig. 42. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens X A 47,6; a von der Ventralseite, b lateral, c von der Dorsalseite gesehen. St Sternitplatte. Te Tergitanlage. Ri Ring. Andere Bezeichnungen s. Fig. 31.

Bildung des Tergitteils an. Die Apophysen sind rudimentäre Anhänge am Segmentring und der mit dem Sterniten verwachsene Analconus umschließt hufeisenförmig den Eingang in die zwischen Analconus und Labien gelegene Mulde. Mit Fig. 43 kommen wir bereits zu den höheren Stufen mittlerer Intersexualität aus der Kreuzung Massachusetts \times Aomori. Die Erklärung ergibt sich ohne weiteres aus dem Vorhergehenden. Der Segmentring ist stark chitinisiert und fast vollkommen, der Rest des Analconus hängt vorhangartig daran. Von den Apophysen

finden sich nur Rudimente. Da, wo die Labien mit dem Ring verwachsen sind, bildet sich dorsal eine feine Spange (Te), wie die Rück-

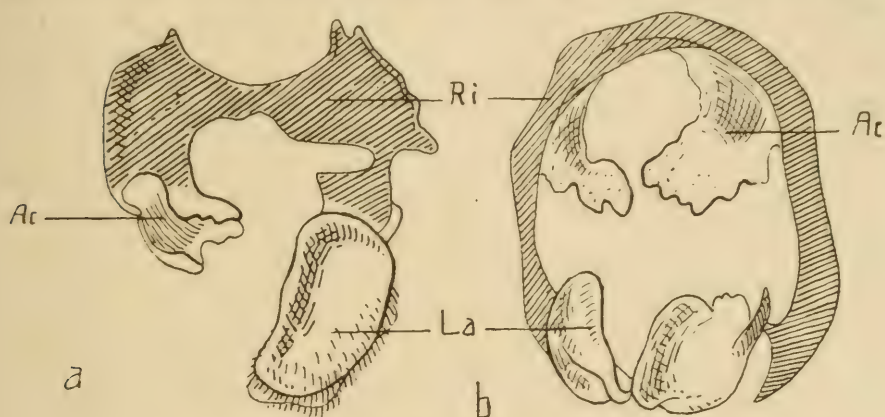


Fig. 43.

Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens X A 60,14; a von links, b von der Ventralseite, c der Abschluß der Ringbildung von der Dorsalseite.

ansicht c zeigt, die den Ring nun vollends abschließt. Fig. 44 zeigt ein ähnliches Stadium der gleichen Kreuzung, das wieder die Ausbildung

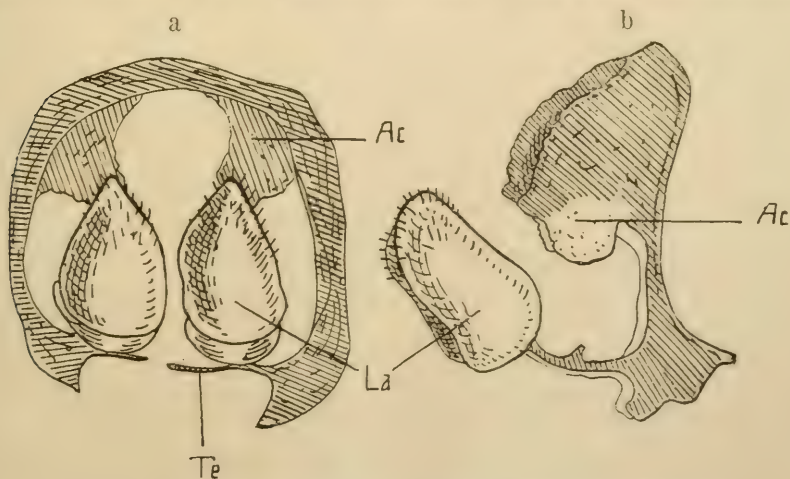


Fig. 44. Kopulationsorgan des intersexuellen Weibchens X A 60,10; a von ventral, b von links.

des Tergiten erkennen läßt. Es ist auf Taf. VIII, Fig. 133 von schräg lateral photographiert. Mit Textfig. 45 kommen wir bereits an die Grenze der starken Intersexualität, Kreuzung Kumamoto \times Aomori. Die Figur ist von der Dorsalseite gezeichnet, ebenso die Photographie des gleichen Apparates Taf. VIII, Fig. 134. Der Segmentring ist fertig, wenn auch noch unregelmäßig chitinisiert. Die Labien sind nicht mehr flache Schaufeln, sondern pyramidenförmige Zapfen. Fig. 46 von der gleichen Kreuzung schließt sich ohne weiteres an. Hier nähern sich bereits an der Basis

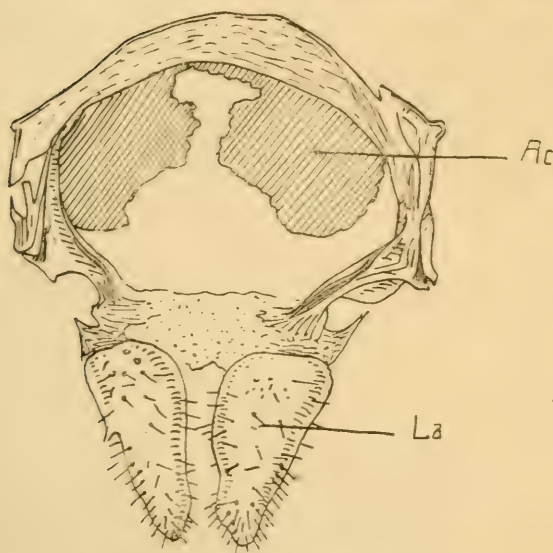


Fig. 45. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens XA 54,23 von der Ventralseite.

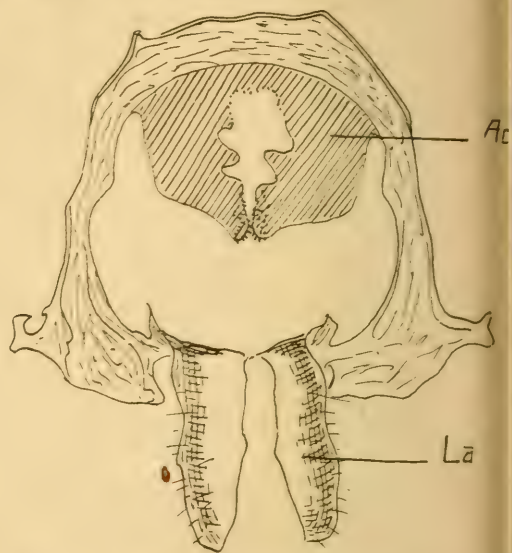


Fig. 46. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens XA 54,25 von der Ventralseite.

die Labien zum Zusammenschluß zum unpaaren Uncus. Damit ist das Stadium erreicht — Beginn der starken Intersexualität —, in dem zuerst die Derivate von Herolds Organ sichtbar werden.

Wir wollen nun sogleich diese Vorgänge interpretieren, um alles weitere sozusagen selbstverständlich erscheinen zu lassen. Das Zeitgesetz der Intersexualität besagt, daß ansteigende Intersexualität der Ausdruck ist von ansteigender Rückverlegung des Drehpunktes innerhalb der larvalen Entwicklung. Wenn dieser Drehpunkt kommt (bei weiblicher Intersexualität), so hört die Weiterdifferenzierung von Zell- und Gewebekomplexen in weiblicher Richtung auf und jede weitere Entwicklung geht in männlicher Richtung vor sich. Bei schwacher Inter-

sexualität liegt dieser Drehpunkt spät in der Puppenperiode. Fast alles ist fertig außer den letzten Prozessen der Chitinisierung. Je mehr nun der Punkt zurückverlegt wird, umso mehr Zeit verbleibt, die Segmente in der Richtung auf männliche Chitinisierung, also vor allem, die Ringbildung des 9. Segmentes, umzuformen. Die noch nicht ganz ausgewachsenen Labien aber vollenden die letzten Entwicklungsschritte wie ein Uncus. Der Analkegel führt ebenfalls sein Wachstum nach hinten nicht weiter aus und wird in die Chitinisierung des Segments mit einbezogen.

Diese, wir müssen sagen, unendlich einfache Erklärung für die bisher beschriebenen intersexuellen Umwandlungen erlaubt uns nun, abzuleiten, wie die weitere intersexuelle Umwandlung in den höheren Intersexualitätsstufen erfolgen muß. Das folgende Diagramm (Fig. 47) macht es klar. Auf der Abszisse ist die Entwicklungszeit aufgetragen, die mit der starken Ordinate, dem Zeitpunkt der Chitinisierung, ihr Ende findet. Eine andere Zeitbestimmung ist durch die Verpuppung gegeben. Die gebrochenen Ordinaten geben uns verschiedene Lagen des Drehpunkts, früh und spät in der Entwicklung, an, und damit verschiedene Stufen der weiblichen Intersexualität. Ein jeder Teil des Kopulationsapparates braucht normalerweise eine bestimmte Zeit zu seiner Ausbildung. So braucht die Ringbildung des 9. Segments die Zeit, die durch die Länge des Keils gegeben ist. Der Prozeß erreicht aber mit der Chitinisierung sein Ende, das Produkt ist also sozusagen ein Querschnitt des in diesem Moment erreichten Entwicklungsstadiums. Mit Rückverlegung der Drehpunktlinien wird also ein immer höheres Entwicklungsstadium zur Zeit der Chitinisierung erreicht und wenn die Drehpunktlinie III erreicht ist, so wird der Chitinring sich völlig männlich entwickeln und natürlich ebenso bei jedem früheren Punkt = Intersexualitätsstufe.

Darüber findet sich die Situation für Labien und Uncus dargestellt. Einige Zeit nach der Verpuppung beginnen die Labien als zwei Platten auszuwachsen und sind vor der Chitinisierung fertig (der schwarze Keil). Ist nun bei schwacher Intersexualität der Drehpunkt der Linie IV entsprechend gelegen, so hört von da an die Labienbildung auf und was sich noch weiter ausbildet, ist uncusartig (der helle Teil des Keils III). Tritt nun der Drehpunkt noch früher ein, so entsteht die folgende interessante Situation: Die Labien sind paarig, der Uncus unpaar. Die Bildung der paarigen Labienanlagen hat begonnen, wenn der Drehpunkt kommt, und nun geht alles weitere Wachstum unpaar

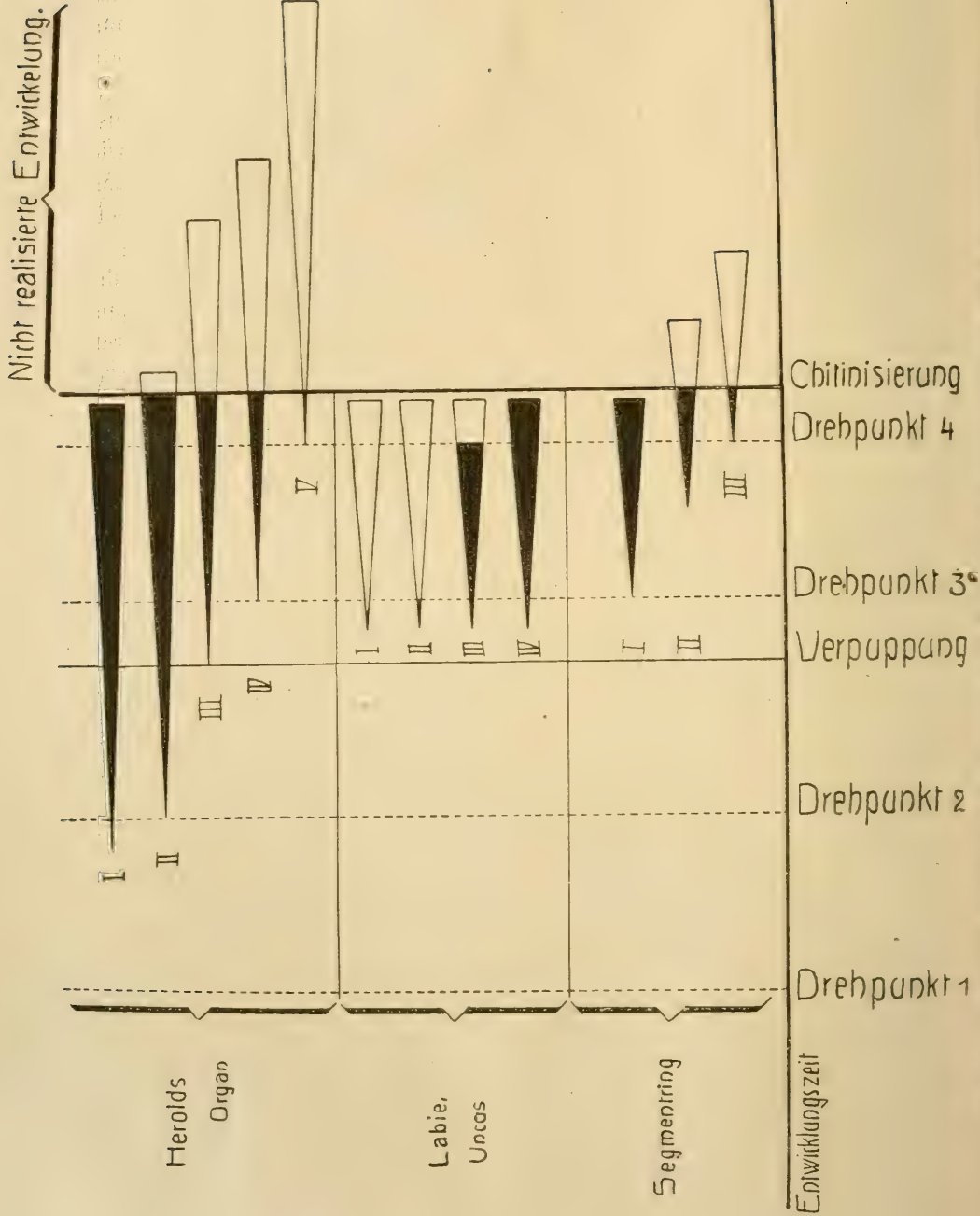


Fig. 47. Graphische Darstellung der intersexuellen Entwicklung der einzelnen Teile des Kopulationsapparates.

vor sich: es muß also ein Gebilde entstehen, das auf eine mehr oder minder lange Strecke peripher paarig und proximal unpaar ist. Und die Gestalt der paarigen Enden muß im wesentlichen uncusartig sein (Keil II). Bei jedem noch höheren Grad von Intersexualität muß dann ein Uncus vorliegen. Herolds Organ nun legt sich schon frühzeitig in der männlichen Raupe an, hat also eine lange Entwicklungszeit. Wenn also der Drehpunkt beim Weibchen spät kommt und nun die Entwicklung eines Heroldschen Organs beginnt, so erreicht sie bis zur Chitinisierung erst die frühesten Embryonalstadien (Keil IV). Je früher nun der Drehpunkt kommt, umso weiter gelangt die Entwicklung und daraus folgt, daß die ansteigende Intersexualitätsreihe uns eine richtige Entwicklungsserie der Derivate des Heroldschen Organs zeigen muß, die auf successiven Entwicklungsstadien mit der allgemeinen Körperchitinisierung ebenfalls chitiniert werden. Und erst bei höchstgradiger Intersexualität, also sehr früher Lage des Drehpunkts, können wir die vollständige Entwicklung dieser Organe, also Valven und Penis, erwarten, und damit die vollständige Umbildung des weiblichen in den männlichen Apparat. Und dies ist nun in der Tat genau die Art, wie die Umbildungen mit den höheren Intersexualitätsstufen vor sich gehen. Wir brauchen sie somit gar nicht weiter zu diskutieren, sondern können sie einfach an der Hand der Abbildungen betrachten.

In Fig. 48 sehen wir die Ventralansicht des Kopulationsapparates eines stark intersexuellen Weibchens der Kreuzung Kumamoto \times Aomori. Der Ring ist, bis auf den Saccus, fertig. Die Labien oder Uncus, wie man es jetzt nennen will, sind basal unpaar, peripher paarig. Vorn liegt die dünne Chitinplatte des Analconus (schraffiert). Hier finden

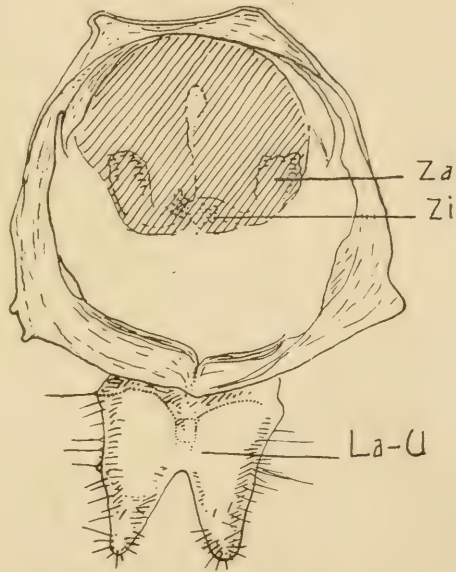


Fig. 48. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchen XA 55,23. Za, Zi die unter der Analconusplatte durchscheinenden äußeren und inneren Zapfen des Heroldschen Organs. Von der Ventralseite.

wir nun zuerst Derivate des Heroldschen Organs. Wir verweisen auf die oben (Fig. 34) gegebene Darstellung seiner Entwicklung in der männlichen Raupe. In dem intersexuellen Kopulationsapparat ist nun die topographische Situation ein wenig anders als in der Raupe. Bei dieser bildet sich ja Herolds Organ zuerst als eine tiefe uterinsartige Tasche aus, in deren Tiefe sich die Zapfenpaare als Anlagen von Valven

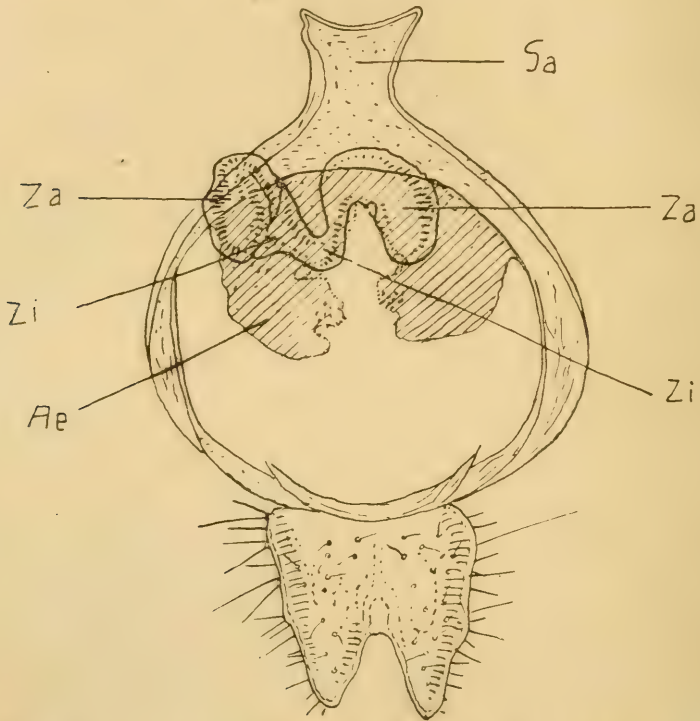


Fig. 49. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchens von VA 24 \times 27 von dorsal (vorn, innen) gesehen. Za, Zi äußere und innere Zapfen des Heroldschen Organs.

und Penis differenzieren. Bei der Umwandlung der Raupe in die Puppe öffnet sich aber die Tasche zu einer weit offenen Mulde, in der jene Zapfen nun vorragen. Bei den intersexuellen Weibchen beginnt nun aber die Ausbildung des Heroldschen Organs erst in der Puppe. Es kann somit von der enghalsigen Tasche nicht die Rede sein, sondern wir haben von Anfang an die flache Mulde gegeben, in die die Öffnung des Analconus, wie schon erwähnt, führt. In deren Tiefe differenzieren sich dann die Zapfen. Ob zuerst, wie in der Raupenentwicklung, ein

einfacher paariger Zapfen auftritt, wissen wir nicht. Tatsächlich finden wir als erste Stufe die paarigen Zapfen, die bereits einen kleinen, inneren und größeren äußeren Abschnitt zeigen. Wenn die Chitinisierung der Segmente erfolgt, bedecken sich auch diese Zapfen an ihrer in die Mulde ragenden Oberfläche mit Chitin und so finden wir jetzt hinter dem Analconus ein Chitingebilde, bestehend aus zwei Paar

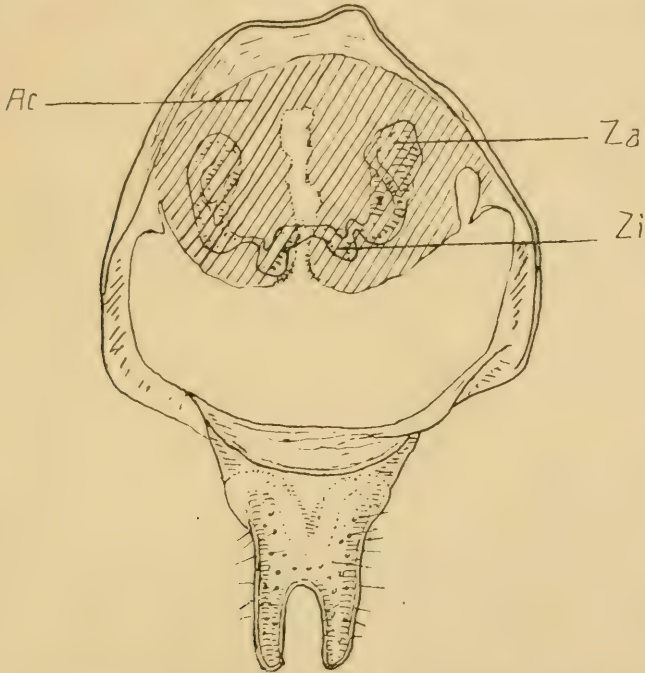


Fig. 50. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchens aus VA 24 \times 27 von der Ventralseite. Za, Zi äußere und innere Zapfen des Heroldschen Organs unter der Analconusplatte.

kalottenförmigen inneren und äußeren Chitinkuppen (Za, Zi), von denen die inneren kleiner als die äußeren sind. Deutlicher noch tritt das in der Fig. 49 der gleichen Kreuzung hervor. Die Chitinkalotten sind hier bei der Präparation etwas aus der Medianebene verschoben. Die Photographie Taf. VIII, Fig. 136 des gleichen Apparats zeigt vielleicht noch deutlicher den Befund. Der Überzug des äußeren Zapfens za ist also die chitinisierte Valvenanlage, die des inneren Zapfens zi die paarige Penisanlage. In dieser Figur erscheint auch zum erstenmal vorn am Ring der Saccus. Textfig. 50 und die zugehörige Photographie Taf. VIII,

Fig. 138 geben ein weiteres Stadium aus der gleichen Kreuzung. Die Umwandlung der Labien in den Uncus ist weiter fortgeschritten. Die lateralen Zapfen des Heroldschen Organs strecken sich bereits zur Form der Valvenanlage. Die Photographie Taf. VIII, Fig. 137 zeigt ein weiteres ähnliches Bild, bei dem die Valvenanlagen bei der Präparation etwas nach vorn gedrückt wurden und so über den Ring vorragen. Textfig. 51

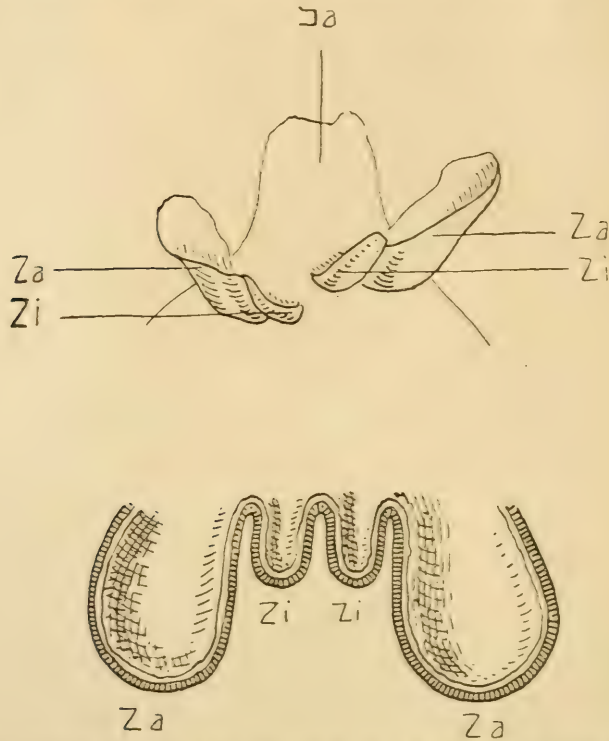


Fig. 51. Die Chitinschalen auf der Oberfläche der Valven- und Penisanlagen des Kopulationsapparats Taf. VIII, Fig. 137 schräg von hinten gesehen. b Schematische Darstellung dieses Zustandes. Za äußere Zapfen. Zi innere Zapfen. Sa Saccus.

zeigt diese Heroldschen Zapfen, wie sie sich schräg von der Dorsalseite gesehen, darstellen, wobei der kalottenförmige Chitinbezug der Zapfen deutlich wird. Zur Erklärung ist das Schema dieses Stadiums in b zugefügt. Textfig. 52, 53 schließen die Serie starker Intersexualität ab. Sie stammen von zwei extremen Plusindividuen der Kreuzung Hokkaido Gifu I. Der Uncus ist noch nicht richtig ausgebildet. Der Rest des Analconus ist verschwunden. Die äußeren Zapfen beginnen sich dem

Segmentring anzulegen und zu rudimentären Valven zu chitinisieren. Die Chitinkalotten der Penisanlage sind hier noch im Zusammenhang mit den Valvenanlagen chitinisiert. Photographie Taf. VIII, Fig. 140 gibt den gleichen Apparat wie Fig. 53 wieder. Damit kommen wir bereits zu höchstgradiger Intersexualität. Fig. 54 schließt sich an die vorhergehenden an: sie entstammt der Kreuzung Rheinland \times japonica Y. Die

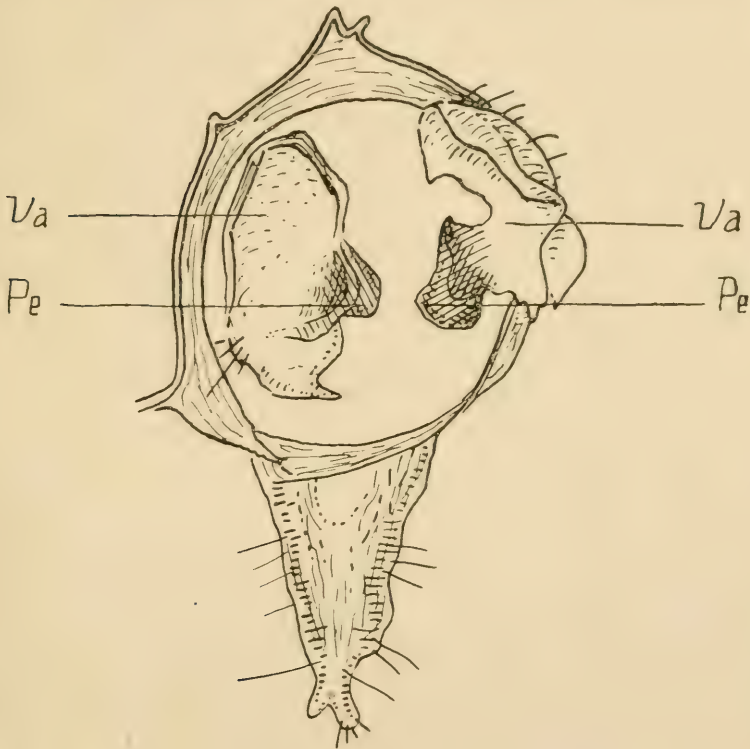


Fig. 52. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchens von VA 21 \times 31 von vorn (innen) gesehen.

Valvenanlagen sitzen in ihrer richtigen Lage, seitlich am fertigen Chitinring, sind aber noch auf dem Stadium wie in einer jungen männlichen Puppe. Das gleiche gilt für die Penisanlagen. Zum Vergleich sei eine Kopie von Zanders Figur reproduziert (Fig. 55), die den Zustand einer solchen Puppe als Rekonstruktion darstellt. Die Photographie Taf. VIII, Fig. 141 gibt den gleichen Apparat wieder. Ein ähnliches Stadium, in dem aber die Valvenplatten mehr ventral liegen, ist in Fig. 142,

Taf. VIII photographisch wiedergegeben. Endlich folgen die letzten Stufen der Umwandlung in Fig. 56, 57 von extremen Plustieren der Kreuzung Fiume \times Gifu I, ebenso die Photographie Taf. VIII, Fig. 143. Sie bedürfen keiner weiteren Erklärung. Den Abschluß der Serie bilden dann die Weibchenmännchen mit völlig männlichen Geschlechtsapparaten, wie sie 1914 von uns abgebildet wurden.

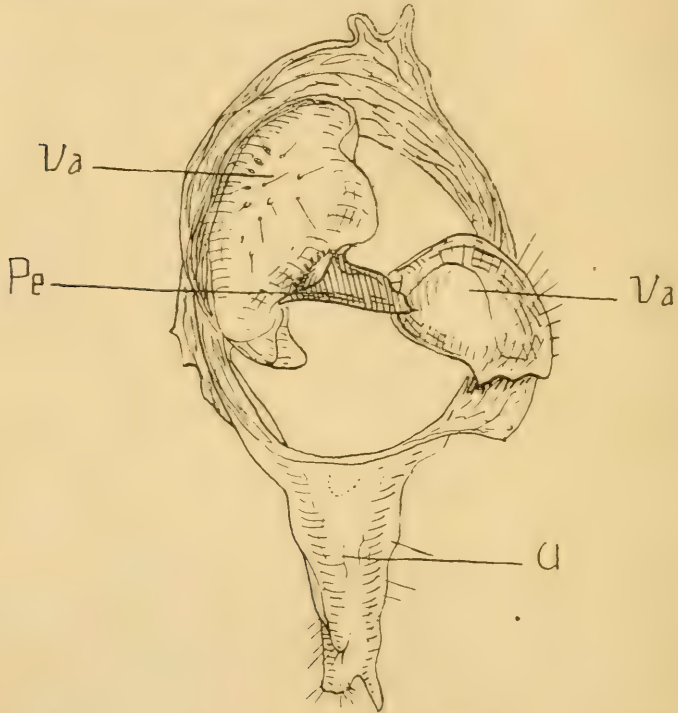


Fig. 53. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchen von VA 21 \times 31, von hinten gesehen.

Wir sehen somit, daß schließlich bei höchstgradiger Intersexualität ein völlig männlicher Kopulationsapparat erreicht wird. Es bleiben somit nur noch die Fälle völliger Geschlechtsumwandlung übrig, in denen natürlich alle Männchen auch männliche Kopulationsorgane zeigen sollen. Wir haben, um dessen sicher zu sein, von einer ganzen solchen Zucht sämtliche Kopulationsorgane präpariert und nicht einen einzigen gefunden, der nicht völlig männlich gewesen wäre.

Wir möchten zum Schluß dieses Abschnitts nochmals darauf hinweisen, daß die gegebenen Tatsachen nicht nur entscheidend für die

Lösung des Intersexualitätsproblems sind, sondern ganz außerordentliche Perspektiven entwicklungsphysiologischer Natur eröffnen, auf die wir an anderer Stelle zurückzukommen hoffen.

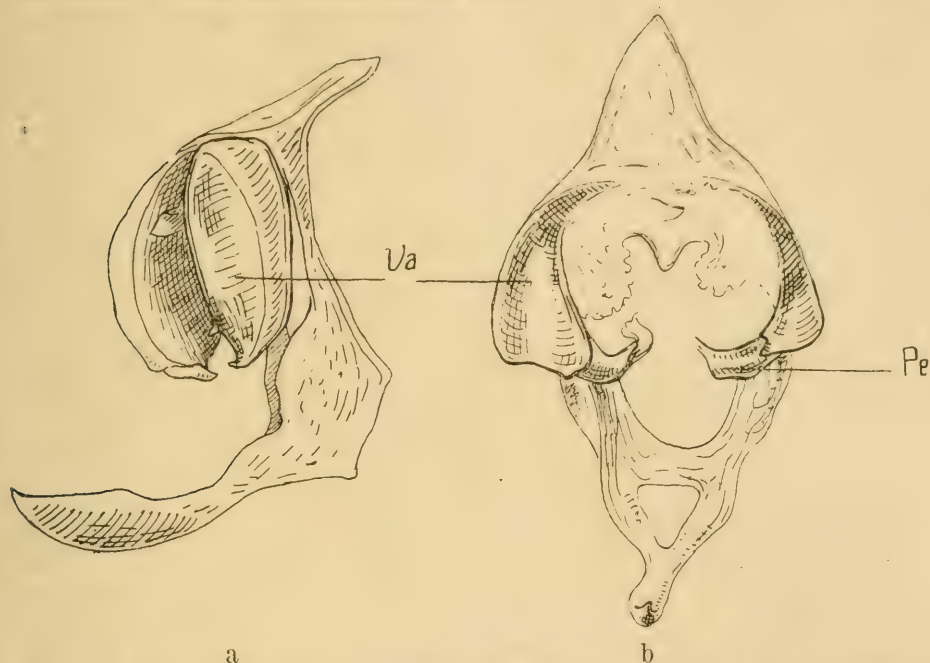


Fig. 54. Kopulationsorgan eines intersexuellen Weibchen aus d, 1912; a von der Seite, b von ventral. Pe Penisanlage. Va Valven.

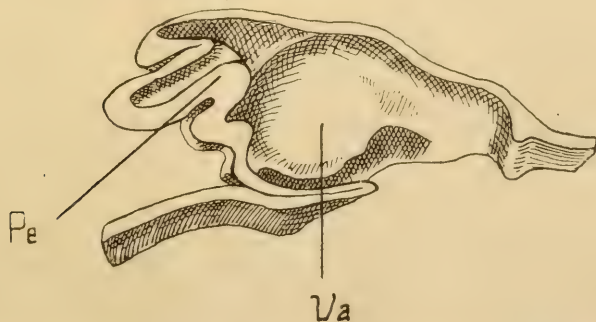


Fig. 55. Rekonstruktion der rechten Hälfte der Genitaltasche einer normalen jungen männlichen Puppe mit Penis- (Pe) und Valvenanlage (Va). Nach Zander.

c) Der Kopulationsapparat intersexueller Männchen.

Das letzte Organ, das im männlichen Kopulationsapparat zur Entwicklung gelangt, ist der Uncus. Und so erscheint es selbstverständ-

lich, daß an ihm auch die ersten Zeichen intersexueller Veränderungen wahrgenommen werden. Sein morphologisches Äquivalent sind die paarigen Labien; das erste Zeichen schwacher männlicher Intersexualität ist aber die Verdoppelung des Uncus, teils nur peripher, teils der ganzen Länge nach. Das bedeutet also, daß mit dem Einsetzen des Drehpunkts der noch nicht chitinisierte Uncuszapfen sich der Länge nach spaltet. Solche Stadien sind in Fig. 59 und Taf. VIII, Fig. 147 abgebildet.

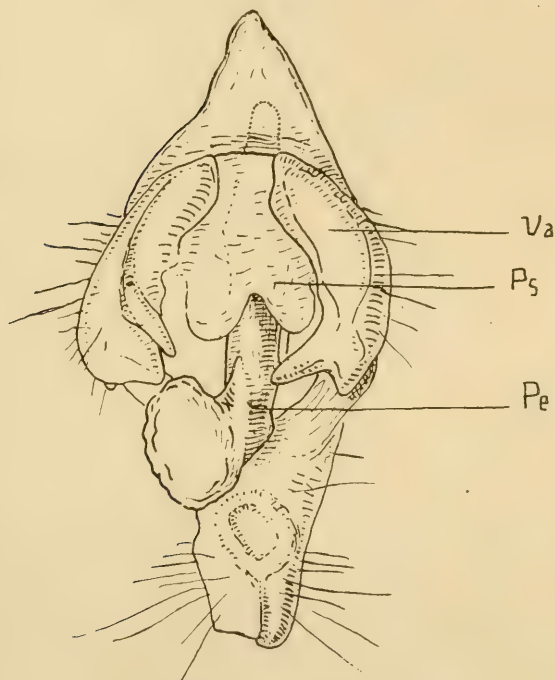


Fig. 56. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchen aus VA 35. Von der Ventralseite.

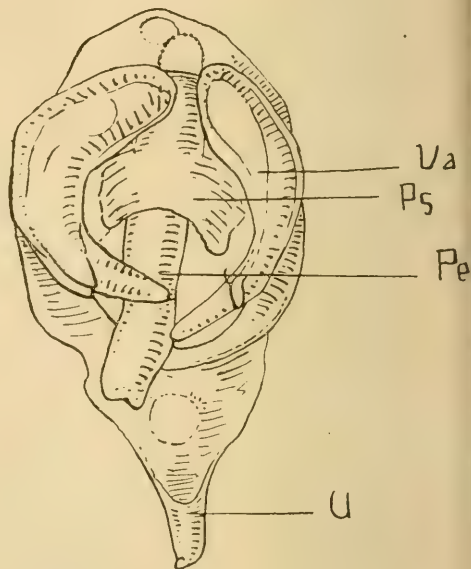


Fig. 57. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchens aus VA 35. Zeichnungen wie Fig. 32.

Dies ist, wie gesagt, das erste typische Zeichen männlicher Intersexualität, denn Männchen mit beginnender Intersexualität zeigen noch völlig normale Begattungsapparate; nur manchmal ist der Uncus statt hakenförmig nach hinten zu ragen, nach der Ventralseite zu eingeklappt (Fig. 58). Die weiteren Veränderungen mit ansteigender Intersexualität bestehen nun darin, daß sich allmählich die beiden Unci in zwei richtige Labien verwandeln und zwar beginnen diese Änderungen, wie zu erwarten, von der Basis aus und beziehen erst zuletzt auch die

Spitze des Uncus ein. Besser als durch Beschreibung wird die Serie der fortschreitenden Veränderungen durch Fig. 60—65 erläutert, sowie die Photos Taf. VIII, Fig. 146—149. In Fig. 60 (schwache I.) sehen wir seitlich

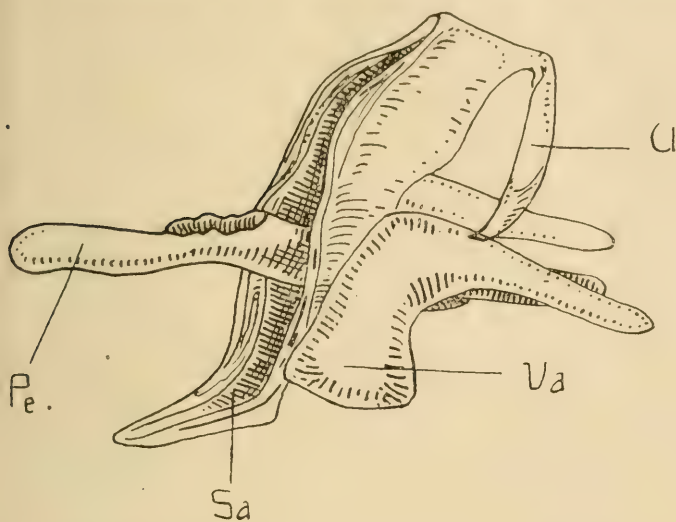


Fig. 58. Kopulationsapparat eines intersexuellen Männchens mit eingeklapptem Uncus von der Seite gesehen.

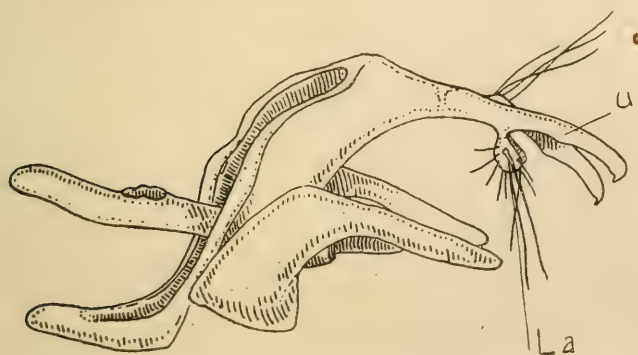


Fig. 60. Kopulationsapparat eines intersexuellen Männchens von XA 51 von der Seite.

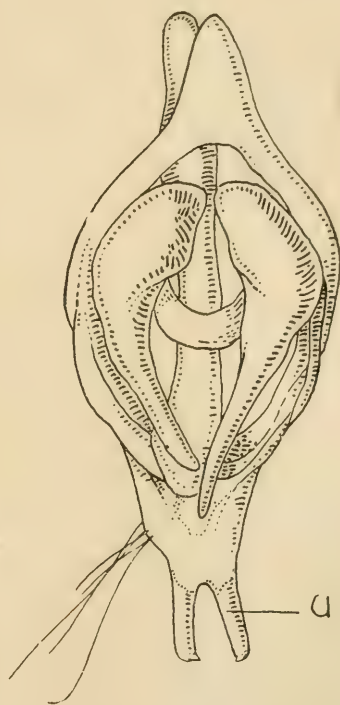


Fig. 59. Kopulationsapparat des intersexuellen Männchens XA 51,24.

an der Basis des paarigen Uncus flügelartige behaarte Auswüchse auftreten, den Beginn der Schaufel der Labien, in Fig. 61 und Photo Taf. VIII, Fig. 146 ist der Uncus bis zur Anwachsstelle paarig, die Labien-schaukeln sind beträchtlich ausgebildet, aber seitlich hängt ihnen noch die Uncusspitze an. Als Abnormität (s. später) findet sich die Anlage

einer überzähligen Valve. Textfig. 62 und Photo Taf. VIII, Fig. 148 gibt einen ganz ähnlichen Apparat von der Seite wieder. Bei starker Inter-

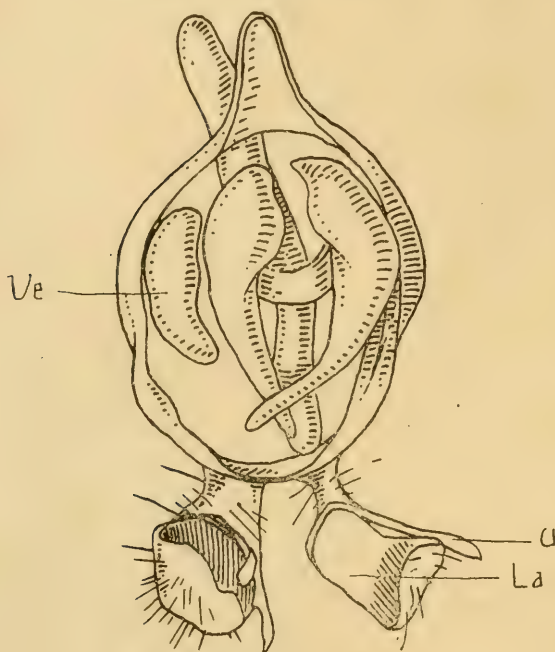


Fig. 61. Kopulationsapparat des intersexuellen Männchens XA 51,5, von ventral gesehen.
Ve überzählige Valve.

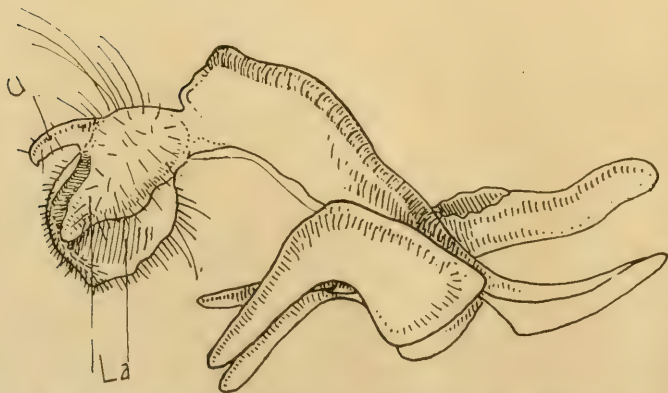


Fig. 62. Kopulationsorgan des intersexuellen Männchens XA 51,1 von der rechten Seite.

sexualität werden dann schließlich zwei richtige Labien am Ring vorgefunden, die nur öfters noch am Innenrande mehr oder minder umfangreiche Reste der Uncusspitzen aufweisen. Fig. 63, 64 und Taf. VIII, Fig. 149 zeigen den Zustand von der Seite gesehen, Fig. 65 einen Apparat in der Ventralansicht.

Diese Abbildungen zeigen nun, daß auch bei stark mittlerer Intersexualität der ganze Kopulationsapparat außer dem Uncus unverändert bleibt. Dies ist entwicklungsphysiologisch sehr interessant. Was zunächst das ringförmige 9. Segment betrifft, so ist es hier wohl ebenso wie mit den Antennen: Während bei dem intersexuell werdenden Weibchen die nicht

vorbereitete Chitinisierung des Segments nach dem Drehpunkt fortschreitend nachgeholt werden kann, kann bei dem Männchen die schon fertig angelegte Konfiguration des Segments nicht mehr rückgängig gemacht werden. Es

setzt das voraus, daß die Entscheidung über die Form der späteren Chitinisierung des Segments schon in der frühen Puppe gefallen ist. Genaue embryologische Daten hierzu fehlen; das, was bekannt ist, spricht aber jedenfalls nicht dagegen.

Noch bemerkenswerter ist aber, daß Valven und Penis, die Derivate des Heroldschen Organs, unverändert bleiben. Nun sind diese ja sehr früh in der Raupe schon angelegt, aber die definitive Gestaltung erfolgt erst in der Puppe und in den höheren Intersexualitätsstufen sicher nach dem Drehpunkt. Wenn wir diesen Fall aber genauer er-

wägen, so sehen wir, daß die Situation von allen anderen Organen des Körpers verschieden ist¹⁾. Jedes andere Organ hat eine sexuelle Alternative: die Antenne kann lang oder kurz gefiedert sein, die Gonade ein Hoden oder ein Ovar, der Auswuchs des 10. Segments ein

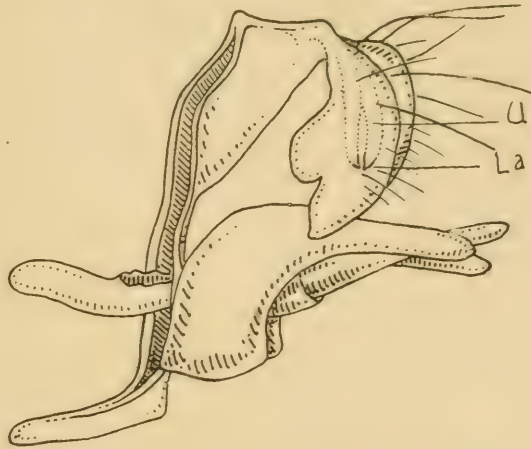


Fig. 63. Kopulationsorgan des intersexuellen Männchens XA 51,30, von der Seite gesehen.

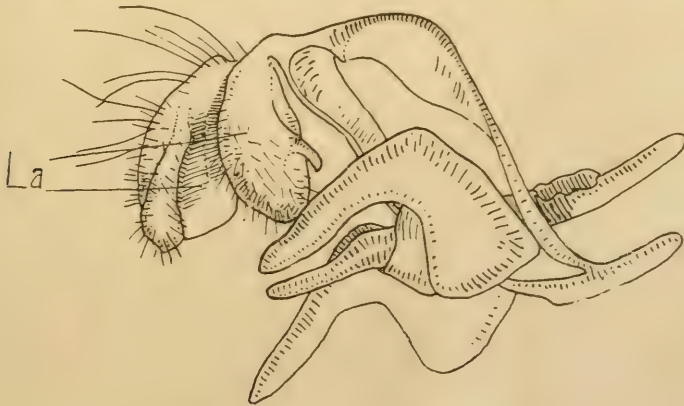


Fig. 64. Kopulationsorgan des intersexuellen Männchens XA 50,20, von der Seite gesehen. La Labien.

¹⁾ Mit Ausnahme eines Teils der weiblichen Geschlechtsorgane, s. nächster Abschnitt.

Uncus oder zwei Labien. Herolds Organ ist aber ein rein männliches Organ. Seine Bildung aus Zellmaterial am Hinterende des 9. Segments ist zwar ebenfalls eine Alternative; wenn es aber einmal angelegt ist, wie in der sich verpuppenden männlichen Raupe, so hat es keine alternative Differenzierungsmöglichkeit mehr, es kann nur Valven und Penis ausbilden, oder es könnte seine weitere Entwicklung unterbrechen. Daß

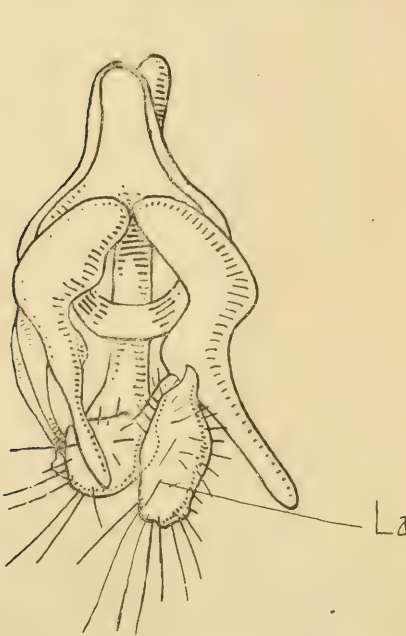


Fig. 65. Kopulationsapparat des intersexuellen Männchens XA 50,1.

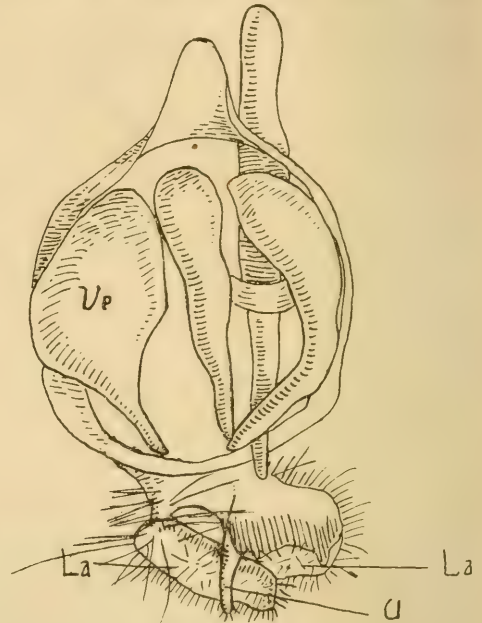


Fig. 66. Kopulationsapparat des intersexuellen Männchens XA 51,14 mit überzähliger Valve Ve. Von der Ventralseite.

es das letztere nicht tut, ist eine entwicklungsphysiologisch sicher bedeutungsvolle Tatsache.

Ganz ohne Einfluß bleibt übrigens das Einsetzen des Drehpunkts nicht auf das Schicksal der Produkte des Heroldschen Organs. Sie zeigen nämlich in den höheren männlichen Insexualitätsstufen eine ganz außerordentliche Neigung zu Mehrfachbildungen. Solche kommen ja auch sonst vor, aber hier ist der Prozentsatz der Mehrfachbildungen ein größerer als der normaler Zustände. Die Abnormitäten bestehen in der mehr oder minder vollständigen Ausbildung von einem oder einem Paar Extravalven. Ihre Symmetrieverhältnisse folgen stets Batesons Gesetz. Fig. 61, 66, 67 geben einige Beispiele, die letztere mit 4 Valven.

(Es ist klar, daß diese Tatsache zu interessanten Schlußfolgerungen in bezug auf das Regenerationsproblem führen kann; beginnt doch die Mehrfachbildung, sobald die Differenzierung ohne den kontrollierenden Einfluß der normalen Hormonenproduktion fortschreitet!)

Weitere Intersexualitätsstadien für Männchen liegen bisher noch nicht vor, vielleicht sind sie sogar physiologisch unmöglich. Denn es ist wohl denkbar, daß nur eine kleine Rückverlegung des Drehpunkts von hier aus genügt, um eine völlig weibliche Chitinisierung zu bedingen.

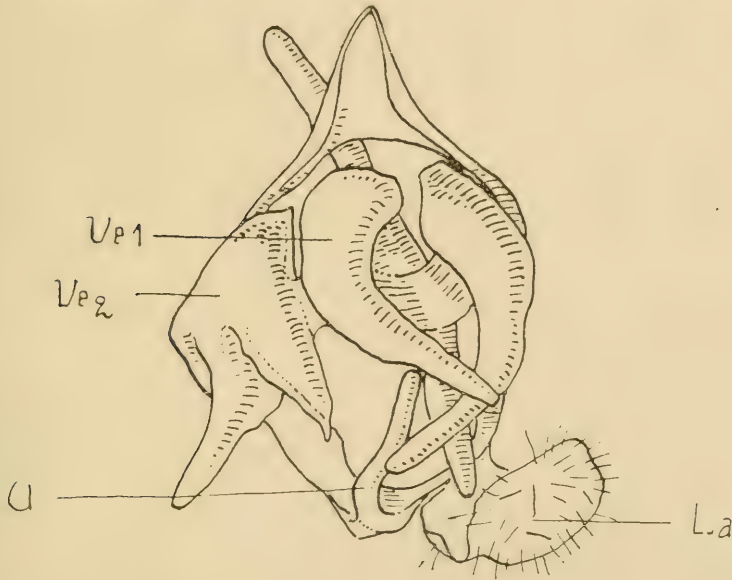


Fig. 67. Kopulationsorgan eines intersexuellen Männchens von XA 51 mit Doppelmißbildungen der Valven. Ve_1 und $_2$ die beiden Extravalven.

In den Zuchten mit völliger Geschlechtsumwandlung aller genetischen Männchen sind keine Abnormitäten der Kopulationsapparate der Weibchen festzustellen.

d) Abnormitäten.

Wir haben soeben bereits die Mehrfachbildungen stark intersexueller männlicher Kopulationsapparate kennen gelernt. Derartige Abnormitäten sind nun bei allen Intersexualitätsgraden anzutreffen. Relativ selten sind sie bei den niedrigen und mittleren Stufen weiblicher Intersexualität. Immerhin kommen sie auch hier vor, wie Fig. 68 mit der Verdoppelung

der linken Labie (schraffiert) zeigt. Als seltene Abnormität sei in Fig. 69 ein schwach intersexueller Apparat der Kreuzung Hokkaido × Gifu wiedergegeben, in dem neben Mehrfachbildungen des Apophysen-

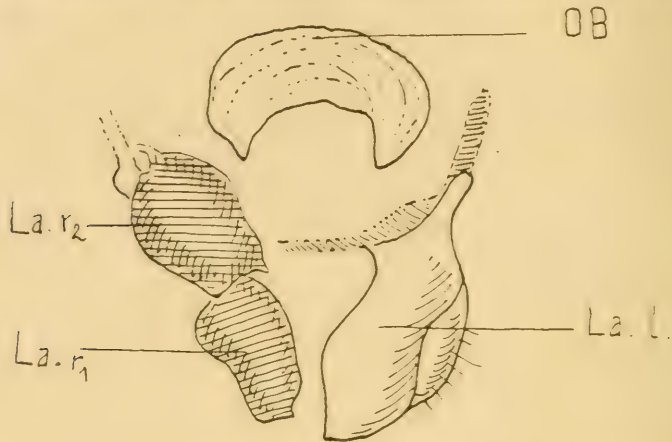


Fig. 68. Kopulationsorgan eines intersexuellen Weibchens von VA 26, von der Ventral-
seite mit Verdoppelung der rechten Labie.

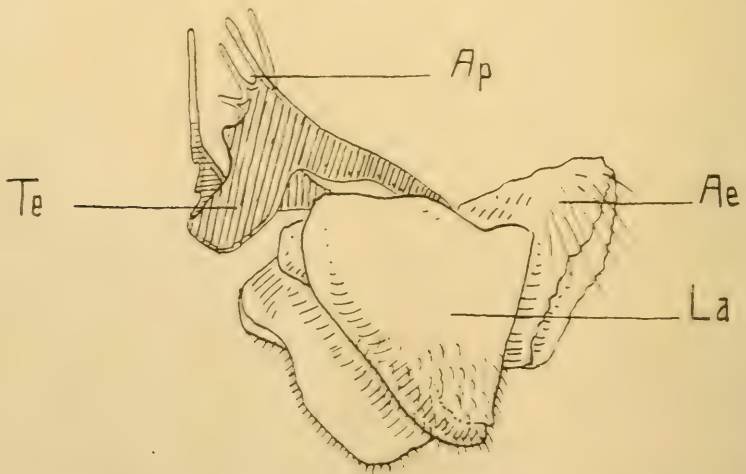


Fig. 69. Kopulationsorgan eines intersexuellen Weibchens von VA 26 von der Seite
gesehen, mit abnormer Ring- und Apophysenbildung.

endes bereits ein breiter bandförmiger Tergit (anstatt eines Sterniten) chitinisiert ist. Relativ häufig finden sich Abnormitäten aber bei den höchsten weiblichen Intersexualitätsstufen, den Weibchenmännchen. Hier

kommen sowohl Ausfälle, wie Fehlen einer Valve oder des Penis oder eines Teils des Penis vor, als auch Verdoppelungen. Fig. 70 und Photo Taf. VIII, Fig. 144 zeigt einen solchen Typ, weitere sind bei Goldschmidt und Poppelbaum 1914 abgebildet.

Den teratologischen Abnormitäten stehen die Symmetriestörungen gegenüber, die so häufig sind, daß sie als normal bezeichnet werden können. Sie bestehen darin, daß die Organe einer Körperhälfte in der intersexuellen Umwandlung denen der anderen vorausseilen, also etwa, daß links schon eine Labie vorhanden ist, während rechts noch Uncus struktur vorherrscht usw. Viele Beispiele finden sich in den früheren Abbildungen. Auch dieser Tatsache kommt eine beträchtliche Bedeutung für die Entwicklungsphysiologie der Vererbung zu. Sie zeigt, daß der „Drehpunkt“ für die beiden Körperhälften zu etwas verschiedenen Zeiten einsetzen kann, eine Tatsache, die mit den Determinationsverhältnissen im Insektenkörper zusammenhängt, wie wir später noch sehen werden. Noch mancherlei Einzelheiten könnten von den Kopulationsapparaten angegeben werden, die aber nur die Beschreibung verbreiterten, ohne die Kenntnis zu vertiefen.

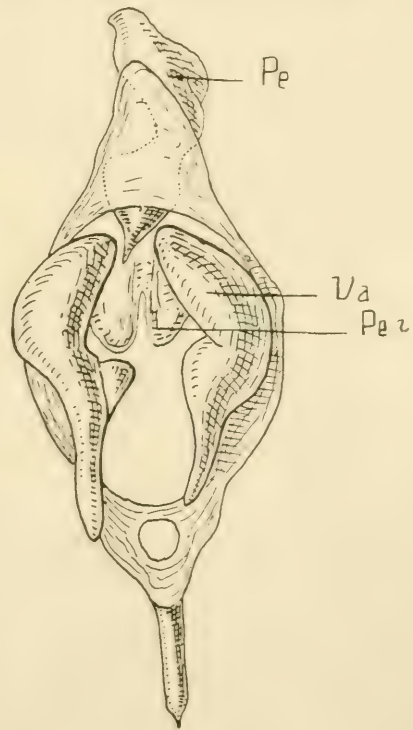


Fig. 70.

Kopulationsapparat eines Weibchenmännchens aus T 14, 1913.

C) Die Geschlechtsausführwege.

Der normale weibliche Ausführapparat ist in Fig. 71 dargestellt. Die vier Eiröhren jeder Seite münden in je einen Ovidukt und diese vereinen sich zu einem gemeinsamen Ovidukt, der in *vestibulum* und *vagina* übergeht. In letztere münden die beiden Kittdrüsen mit ihrer dicken Basis und lang-fadenförmigen Enden. In das *vestibulum* mündet das *receptaculum seminis* und der innere Verbindungsgang von der *bursa copulatrix*.

Der männliche Apparat (Fig. 72) besteht aus den paarigen *vasa deferentia*, die sich kurz vor ihrer Vereinigung zu den *vesiculae semi-*

nales erweitern. In diese mündet je eine fadenförmige Anhangsdrüse. Ein gemeinsamer *ductus ejaculatorius* führt dann zur Geschlechtsöffnung.

Entwicklungsgeschichtlich sind nun von den beiderlei Apparaten nur die beiden *vasa deferentia* nebst ihren verschmolzenen distalen Enden (*duct. ejac.*) den paarigen Ovidukten der Weibchen homolog. Beide sind in beiden Geschlechtern in identischer Form in der Raupe vor-

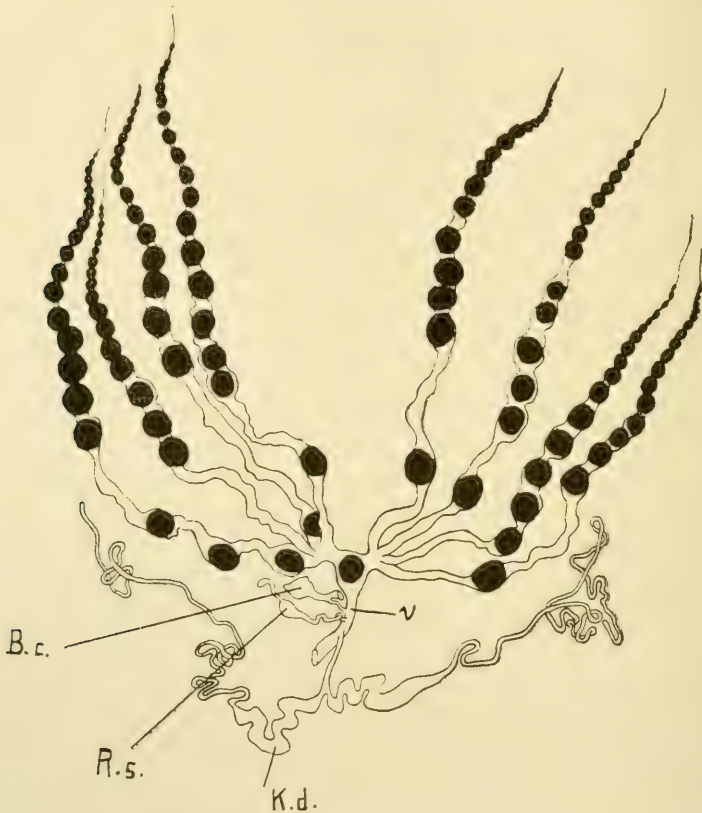


Fig. 71. Weibliche Genitalien von *dispar* nach Meisenheimer.
B. c. *Bursa copulatrix*. K. d. Kittdrüse. R. s. *Recept. seminis v Vagina*.

handen (Fig. 73). Alle anderen Teile sind aber einander entwicklungsgeschichtlich nicht homolog. Die gesamten verwickelten Endorgane des Weibchens entstehen aus Imaginalscheiben, für die beim Männchen kein Homologon vorhanden ist (Verson u. Bisson)¹⁾. Wir haben also hier

¹⁾ l. c.

vom Standpunkt des Intersexualitätsgesetzes aus die gleiche Situation, wie wir sie vorher für das Heroldsche Organ bei männlicher Intersexualität auseinandersetzen: Für alle weiblichen Teile außer den Ovidukten gibt es keine sexuelle Alternative: sie können sich nur weiblich entwickeln oder gar nicht.

So werden wir uns denn nicht wundern, daß wir auch bei intersexuellen Weibchen, bis hinauf zu starker Intersexualität, *receptaculum*, *bursa* und Kittdrüsen vorfinden, selbst wenn fast der ganze übrige Organismus schon männlich ist. Allerdings zeigen diese Organe oft Entwicklungshemmungen, wie Verkürzung oder Verästelung der Kittdrüsen, abnorme Gestaltung des *receptaculum*, Paarigkeit der Bursa (s. Abbildungen in früheren Publikationen). Und stets werden diese Teile von der viel stärkeren Chitinisierung des männlichen Abdomens betroffen, so daß Bursa und *receptaculum* auch noch am Macerationspräparat erhalten bleiben; gelegentlich

Fig. 72. Männliche Ausführgänge von *dispar* nach Meisenheimer. d.e. duct. ejac., v. d. vas deferens, v. s. ves. semin.

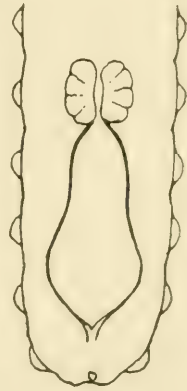
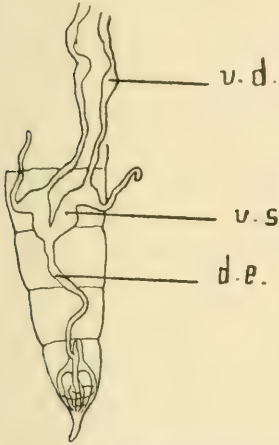


Fig. 73. Hoden mit vasa deferentia einer Raupe nach Meisenheimer.

ist diese Chitinisierung direkt hypertrophisch und dann erhalten wir nach Mazeration solche Bilder, wie es die Photographie Taf. VIII, Fig. 139 zeigt, mit der braunen Chitinblase des *receptaculum*s dem Mazervationspräparat des Kopulationsapparates anhängend.

Die Ovidukte aber zeigen natürlich bei starker Intersexualität den den *vasa deferentia* gleichenden larvalen Charakter, wie Fig. 28, S. 125 demonstrierte. Die letzte Umbildung eines derartigen Organs in ein männliches besteht nur noch in der Differenzierung der Abschnitte des *vas deferens* und der Verbindung mit dem Heroldschen Organ; und ferner dem Ausbleiben der Entwicklung von Bursa usw. Erst bei den Weibchenmännchen ist dies Stadium erreicht. Ihre Organe erscheinen völlig männlich, wie Fig. 74 zeigt.

Bei männlicher Intersexualität ist nun die Situation eine umgekehrte, nämlich so: Die beiden *vasa deferentia* sind homolog den beiden Ovidukten und in früheren Stadien sind sie bis zum Heroldschen Organ hin paarig. Wir erwarten somit, daß sie auf niedrigen Intersexualitätsstufen unverändert bleiben, während die höheren Intersexualitätsstufen sie paarig zeigen sollten, sowie die Übergänge in Oviduktcharakter enthalten

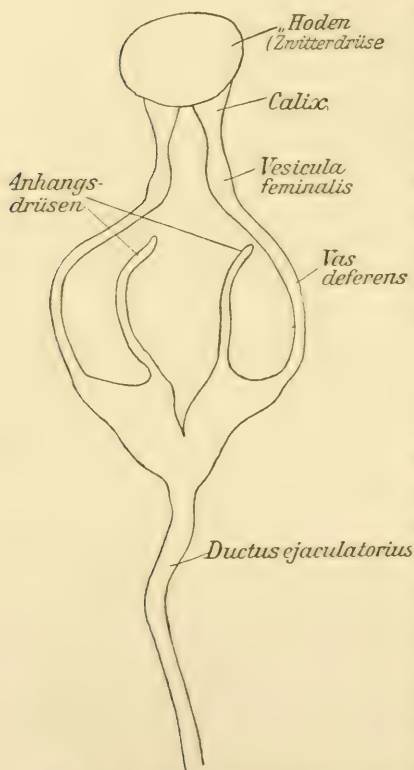


Fig. 74. Geschlechtsapparat eines Weibchenmännchens.

müssen. Das letztere haben wir schon früher gesehen, als wir schilderten, wie bei der höchsten beobachteten, männlichen Intersexualität vom Ende des *vas deferens* 4 Eiröhrengänge in den Hoden hineinwachsen (s. Fig. 158, 159, Taf. X). Und die vollständige Paarigkeit der *vasa deferentia* einschl. *ductus ejaculatorius* wurde ebenfalls bei einigen intersexuellen Männchen der höheren Stufen festgestellt, wie Fig. 75 zeigt.

Was nun die übrigen weiblichen Organe betrifft, so haben sie kein Homologon beim Männchen und es ist daher möglich, daß sie mit Eintreten des Drehpunkts beginnen, sich zu entwickeln. Tatsächlich fanden wir bei mehreren stärker intersexuellen Männchen im äußersten Ende des Abdomens mehrmals harte Blasen von dem eigenartigen Aussehen, wie Fig. 76 a zeigt. Sie entsprechen genau einem von Verson und Bisson abgebildeten Entwicklungsstadium der weiblichen Kittdrüsen. Und in einem einzigen Fall besaß ein solches Männchen sogar eine unpaare richtig entwickelte Kittdrüse (Fig. 76 b). Ein *Receptaculum seminis*

und *Bursa* kamen nie zur Beobachtung. Aber da wir bisher noch keine Schnittserien solcher Abdomina studiert haben, so kann dieser Punkt noch nicht als völlig geklärt betrachtet werden. Es sei schließlich noch darauf hingewiesen, daß bei derartigen intersexuellen Männchen die Anhangsdrüsen der Samenblasen oft retortenförmig enden, wie es Fig. 76 c zeigt.

Das Verhalten der Geschlechtsausführwege stimmt also, soweit die Untersuchung bisher geht, mit der allgemeinen Gesetzmäßigkeit überein.

V. Die Instinkte.

Unter Instinkten verstehen wir hier nur dasjenige Verhalten, das ohne besondere physiologische Versuche erschlossen werden kann, und das sind einmal das allgemeine Benehmen bei Reizung und sodann die Sexualinstinkte.

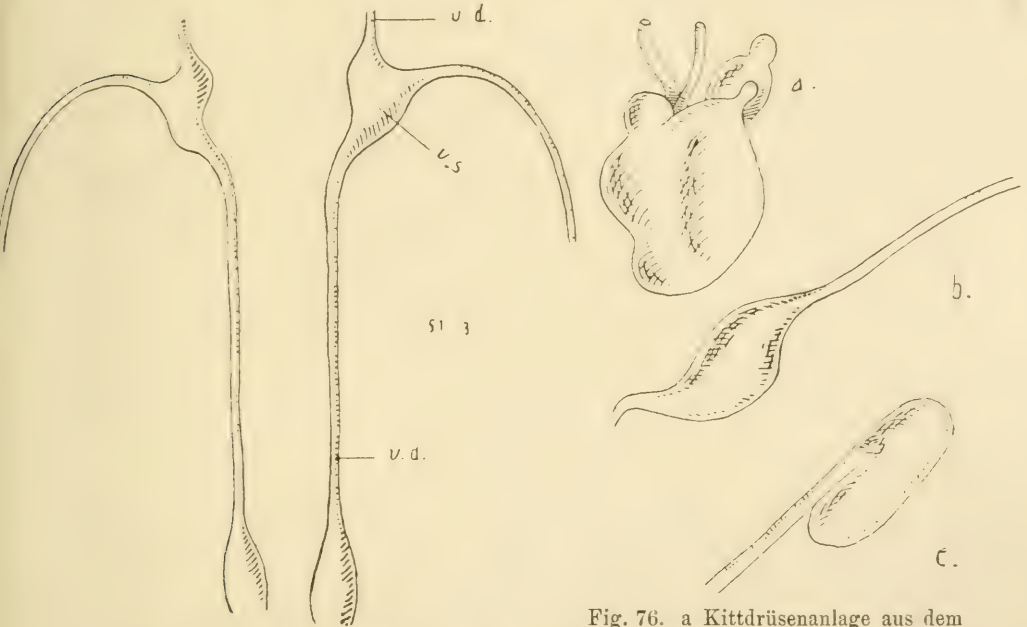


Fig. 75. Paarige Ausführgänge des intersexuellen Männchens XA 51,3. vs *vesicula seminalis*, vd *vas deferens*.

Fig. 76. a Kittdrüsenanlage aus dem Abdomen eines intersexuellen Männchens von XA 51. b eine Kittdrüse desgl. c Ende der Anhangsdrüse der *ves. sem.* bei einem intersexuellen Männchen aus XA 51.

A. Allgemeines Verhalten.

Der typische Unterschied in dem Verhalten der Geschlechter-Reizungen gegenüber ist der: normale Weibchen sind bei Tage vollständig apathisch. In der Gefangenschaft bewegen sie sich oft vom Ausschlüpfen bis zum Tod nicht oder fast nicht. Bei Tage schlagen sie fast nie mit den Flügeln. Wenn man sie anstößt oder von der Unterlage entfernt oder die Antennen reizt, bleiben sie in fast allen

Fällen völlig apathisch und lassen sich wie leblos wegstoßen. Nur hier und da trifft man einmal ausnahmsweise ein Weibchen, das auch bei Tage Neigung zum Flügelschlagen und Herumlaufen hat. In den vielen Jahren habe ich nie im Laboratorium ein Weibchen fliegen sehen.

Im Gegensatz dazu sind die Männchen sehr reizbar. Manchmal genügt das Öffnen einer Türe, um alle Männchen im Raum zu veranlassen, wie wild in ihren Käfigen herumzuflattern. Das gleiche tritt ein, wenn man Männchen berührt und es weiß ja ein jeder Züchter, wie schnell ein solches Männchen aus einem Glas oder Käfig davonfliegt¹⁾.

Die intersexuellen Weibchen zeigen nun in bezug auf diese Reaktion eine sehr interessante Reihe, die genau dem Maß der Intersexualität parallel ist. Bei beginnender Intersexualität verhält sich das Weibchen rein weiblich. Aber schon bei schwacher Intersexualität finden wir Individuen, die, wenn gereizt, ein paar Mal mit den Flügeln schlagen, ein Stückchen davonlaufen und sich dann wieder wie Weibchen ansetzen. Mit mittlerer Intersexualität finden wir Tiere, die etwas mehr männlich reagieren, nämlich, wenn gereizt, einen flatternden Sprung machen und dann wieder zur Ruhe kommen. Die Tiere mit höheren Graden mittlerer und beginnender starker Intersexualität verhalten sich schon fast wie Männchen, abgesehen davon, daß sie nach kurzem Flattern schnell wieder zur Ruhe kommen. Die noch höheren Grade aber benehmen sich genau wie Männchen.

Diese Reihe gehört zweifellos zu den interessantesten Erscheinungen der Intersexualität und hat nie verfehlt, besonderen Eindruck auf die zahlreichen Kollegen zu machen, denen ich sie im Laufe der Jahre demonstrieren konnte. Natürlich ist es schwer, sie in direkten Zusammenhang mit unserem Zeitgesetz zu bringen, da die morphologische Grundlage des Instinkts nicht klar ist. Die Gehirne intersexueller Tiere unterscheiden sich nicht von normalen, wie Herr Poppelbaum feststellte. Es ist aber bemerkenswert, daß diese Reihe ziemlich genau mit der Antennenumbildung parallel geht. Da das aber bei intersexuellen Männchen nicht zutrifft, so mag es bedeutungslos sein. Jedenfalls

¹⁾ Es mag von Interesse sein, zu bemerken, daß die beste Methode, die Männchen völlig unbeschädigt einzufangen, die ist, den Käfig oder das Glas unter Vermeidung jeder Erschütterung zu öffnen, nachdem alle Männchen zur Ruhe gekommen sind, und dann die Tiere mit einem schnellen Griff von Daumen und Zeigefinger an beiden langgefiederten Antennen zugleich zu packen. Dr. Poppelbaum entdeckte diesen vortrefflichen Kunstgriff.

deutet dies alles darauf hin, daß auch Instinkte eine quantitative Basis haben¹⁾).

Die intersexuellen Männchen der niederen Grade benehmen sich genau wie normale Männchen und erst bei mittlerer Intersexualität kommen Individuen vor, die wieder die intermediären Instinkte mit ansteigend weiblicherem Verhalten zeigen. Nur ein einziges Individuum, das auch morphologisch am weitesten weibliche, verhielt sich vollständig wie ein Weibchen.

B. Die Sexualinstinkte.

Weibchen von beginnender Intersexualität üben normale Anziehungskraft auf Männchen aus und kopulieren mit ihnen. Aber schon bei schwacher Intersexualität hört die Anziehungskraft auf, eine regelmäßige zu sein und nur wenige Männchen werden angezogen; dann kommt eine äußerlich normal aussehende Kopula gelegentlich zustande, meist aber arbeitet sich das Männchen vergeblich ab, jedenfalls wegen der mangelhaften Öffnung der bursa copulatrix. Ein solches Weibchen nun hat, auch wenn es infolge mechanischer Unmöglichkeit der Eiablage, unfruchtbar ist, noch die Instinkte der Eiablage und reibt sich die Afterwolle ab, die so einen nur aus Haaren gebildeten Eischwamm darstellt. Weibchen mittlerer Intersexualität üben in der Regel überhaupt keine Anziehung mehr auf die Männchen aus und wenn ein besonders rabiates Männchen sich ihnen nähert, laufen sie davon. Nur zweimal wurde je ein Weibchen der Kreuzung Mass \times Ogi beobachtet, das die zugesetzten Männchen anzog, so daß schließlich, nachdem das Weibchen öfters davongelaufen war, eine Art Copula gelang. Danach setzte sich das sonst in seinen Instinkten intermediäre Weibchen an dem das Glas abschließenden Nesseltuch an, wie es normale Weibchen gern zur Eiablage tun (als Ersatz für die Ablage an rauhe Rinde in der Natur) und rieb sich die spärlichen Büschel Afterwolle wie ein eierlegendes Weibchen ab.

Unter den stark intersexuellen Weibchen findet man dann bereits einige mit männlichen Sexualinstinkten. Sie flattern um die zugesetzten Weibchen herum und machen plumpe und ungeordnete Begattungsversuche, die nie, auch äußerlich nicht, gelingen. Man hat den Eindruck, daß sie nicht „unterscheiden“ können, was beim Weibchen vorn und

¹⁾ Die naheliegende Idee, daß die Schwere des Abdomens etwas mit dem Fluginstinkt zu tun haben könne, erwies sich als irrig.

hinten ist, da sie ihren Hinterleib ebenso gegen den Kopf des Weibchens zu biegen, wie gegen andere Körperstellen. Die höchstgradig intersexuellen Weibchen (die Weibchenmännchen) endlich benehmen sich meistens völlig wie Männchen und versuchen, mit jedem Weibchen zu kopulieren. Nur sehr selten aber sind die Versuche erfolgreich, wohl infolge der häufigen Defekte des Kopulationsapparates. Oft mühen sich diese Tiere stundenlang ab, zu kopulieren, bis sie schließlich gänzlich

abgeflattert liegen bleiben. Auch hier wird noch des öfteren beobachtet, daß die Kopulation an falschen Körperstellen des Weibchens versucht wird.

Intersexuelle Männchen beginnenden und schwachen Typs verhalten sich vollständig wie normale Männchen und kopulieren erfolgreich, wie die Photographie Fig. 77 zeigt. Erst von mittlerer Intersexualität ab hört der Kopulationstrieb auf; umgekehrt wird aber eine Anziehung auf normale Männchen auch nicht beobachtet.



Fig. 77. Intersexuelles Männchen kopulierend.

der letzten Abdominalsegmente (von der Ventralseite gesehen) erkennen läßt. In Fig. 78 a, b sind diese Segmente vom Schwammspinner dargestellt und der Unterschied wird ohne weiteres sichtbar. Diese Struktur könnte uns nun als gute Landmarke für die Lage des Drehpunkts dienen. Fällt er vor die letzten Tage des Raupenlebens, dann müssen die Strukturen den Einschlag des anderen Geschlechts erkennen lassen, wobei allerdings ein gewisser Spielraum zu lassen ist, bis die Neufiguration sich an der Oberfläche der sich verpuppenden Raupe bemerkbar machen kann. Danach muß also bei sämtlichen Intersexualitätstypen

VI. Die Puppenhülle.

Es ist bekannt, daß die Puppenhülle der Schmetterlinge, abgesehen von Größe und Flügelform, das Geschlecht deutlich an der Konfiguration

unter starker Intersexualität die Puppenhülle normal sein, da wir gesehen haben, daß für sie der Drehpunkt nach der Verpuppung oder höchstens direkt vor der Verpuppung liegt. Wir haben im Jahre 1917 von fast 400 in Einzelzucht gezogenen Männchen, Weibchen und Intersexen aller Arten außer starker Intersexualität die Puppenhülle untersucht und das Resultat war: Normale Männchen und Weibchen zeigten die betreffenden Skulpturen ohne eine Abweichung. Weibchen be-

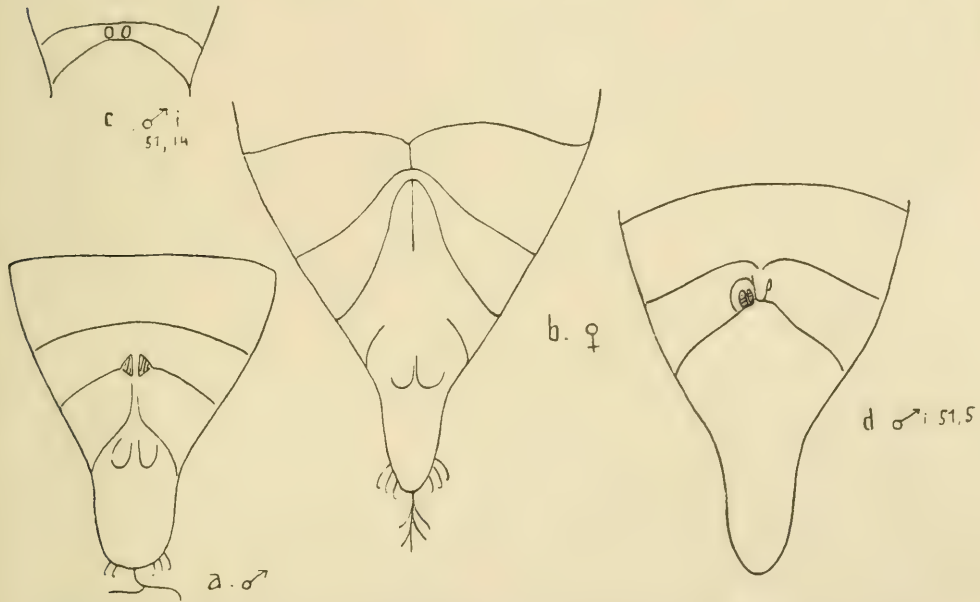


Fig. 78. Genitalsegmente der Puppenhülle von der Bauchseite. a Männchen. b Weibchen. c intersexuelles Männchen XA 51,14. d intersexuelles Männchen XA 51,5.

ginnender, schwacher und mittlerer Intersexualität einschließlich des Aomorityps haben völlig normale weibliche Puppenhüllen. Und nur bei drei Männchen stark mittlerer Intersexualität wurden minutiöse Abweichungen gefunden, die vielleicht den Beginn des Umschlags andeuten. Sie sind in Fig. 78c, d abgebildet. Bei den höchsten Graden weiblicher Intersexualität, den Weibchenmännchen, ist die Puppenhülle praktisch männlich. Aber sie zeigt sehr häufig kleine Abnormitäten der typischen Segmentgestaltung, die man so deuten möchte, daß während der Bildung der Puppenhaut in der erwachsenen Raupe erst die Umwandlung zum Männchen eintrat. Dies stimmt ja auch mit vielen anderen Tatsachen überein (s. bei Gonaden).

VII. Die Flügel- und Körperfarbe.

Obwohl die Flügelfärbung der auffallendste Charakter intersexueller Tiere ist, besprechen wir sie erst zum Schluß, da hier die physiologische Situation komplizierter ist als bei anderen Organen.

Der Geschlechtsunterschied in der Flügelfärbung geht aus einer Betrachtung der Fig. 1—4. Taf. 1. diese Zeitschr. Bd. 7 hervor. Sie zeigen, daß beide Geschlechter eine im wesentlichen gleiche Grundzeichnung besitzen, bestehend aus den Zickzackbinden, den zwischen den Adern gelegenen Pigmentflecken des hinteren Flügelrands und dem V-förmigen Mittelfleck mit dem weiter nach innen gelegenen Punkt. Intensität der Färbung dieser Teile wie das Maß ihrer Ausbildung variiert bei verschiedenen Rassen und ist auch starker Fluktuation unterworfen. Zwischen dieser Zeichnung ist aber die Grundfarbe der Weibchen weiß (bei manchen Rassen auch creme, grau, rosa), die der Männchen jedoch pigmentiert, und zwar in allen möglichen Farbennuancen bei verschiedenen Rassen. Die verschiedenen Farben werden dabei einmal erzeugt durch die Intensität des Pigments und sodann durch die verschiedenartige Beimischung weißer Schuppen zu den pigmentierten.

Was die genetische Grundlage dieser Zeichnung betrifft, so können wir natürlich nur soweit informiert sein, als Mutationen in ihrem Bereich erlauben. Wir besitzen bis jetzt nur eine solche Mutation, bei der alle Zickzackbinden außer der äußersten ausgefallen sind. Der V-förmige Fleck und sein Punkt ist aber vorhanden. Diese Mutation, die wir schon in vielen Generationen rein ziehen, läßt aber die allgemeine Flügelfärbung der Männchen völlig unbeeinflußt. Letztere ist also genetisch von den Zickzackbinden unabhängig (das in Fig. 77 abgebildete Pärchen gehört dieser Mutation an).

Entwicklungsgeschichtlich tritt nun bekanntlich die Pigmentierung der Schmetterlingsflügel ziemlich schnell nicht lange vor dem Auschlüpfen ein. Wenn daher bei beginnender Intersexualität der „Drehpunkt“ erst spät in die Zeit der Puppenruhe fällt, so sollte der erst danach folgende Pigmentierungsprozeß den Typus des anderen Geschlechts zeigen, d. h. jedes intersexuelle Weibchen, welchen Grades auch immer, sollte männliche Flügelfarbe besitzen und jedes intersexuelle Männchen weibliche Farbe. Wir haben nun gesehen, daß dies zwar für eine Serie intersexueller Weibchen zutrifft¹⁾, daß aber eine andere Serie (der

¹⁾ Mit Ausnahme der gerade beginnenden Intersexualität, was physiologisch begründlich ist; der Drehpunkt liegt hier zu spät.

Gifutypus) eine allmähliche mosaikartige Ausbreitung männlichen Pigments auf dem weiblichen Flügel zeigt, die erst in den allerhöchsten Intersexualitätsstufen vollendet ist, und daß intersexuelle Männchen stets mit weiblichen Mosaikflecken auf männlichen Flügeln beginnen, die mehr und mehr sich ausdehnen, bis schließlich alles männliche Pigment verdrängt ist. Dies stellt uns vor ein interessantes Problem, dessen Lösung, das ist von vornherein klar, mit der Entwicklungsphysiologie der Flügel-färbung zusammenhängen muß.

Es ist nicht ganz leicht, sich ein zusammenhängendes Bild dieses Prozesses zu machen, angesichts der höchst widersprechenden Angaben der Literatur¹⁾. Im wesentlichen dürfte aber der Prozeß der folgende sein: In späten Puppenstadien hat sich der ursprüngliche blutgefüllte Sack in ein Flügelchen verwandelt, dessen Hohlraum durch Verklebung der Zwischenfläche auf die Adern beschränkt ist, die Blut, Tracheen und Nerv einschließen. Dann bilden sich durch das wohlbekannte Auswachsen der Epithelzellen und Chitinausscheidung die Schuppen aus, die zunächst noch mit dem Plasma der Bildungszellen gefüllt sind. Schuppen, die weiß werden, füllen sich nun mit Luft, während sich die Bildungszelle aus der Schuppe zurückzieht. Die Bildung des Pigments gefärbter Schuppen wird aber nahezu in jeder Darstellung anders beschrieben. Die Einzelheiten sind aber für unsere Zwecke gleichgültig: die feststehende Haupttatsache ist die, daß nunmehr die Bildungsstoffe der Pigmente aus der Haemolymph in die hohlen Schuppen hinein abgelagert werden, wo sie dann zu Pigmenten werden.

Welches sind nun diese Pigmentbildungsstoffe? Es kann als sicher angenommen werden, daß wenigstens drei Gruppen in verschiedenen Fällen in Betracht kommen: Weiße und gelbe Pigmente können Purinderivate sein, gelbe, rote und grüne Pigmente können dem Chlorophyll entstammen; und die braunen und schwarzen Pigmente sind Melanine, entstanden durch die Oxydation von Chromogenen (verschiedenartigen Eiweißspaltprodukten) mit Hilfe von Oxydasen.

Was schließlich das Auftreten der Pigmente im Flügelchen betrifft, so erscheinen die verschiedenen Zeichnungselemente meist in bestimmter Reihenfolge nacheinander. Eine solche allgemeine Grundfärbung jedoch, wie im männlichen Flügel von dispar, tritt zuletzt auf, und zwar von den Flügeladern ausgehend und sich von da über den Flügel verbreitend.

¹⁾ s. W. Biedermanns vortreffliche Monographie in Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie.

Und nun betrachten wir einmal die intersexuellen Männchen der Tafeln III—V und versuchen, uns ein Bild ihres Verhaltens zu machen. Da ist beim Vergleich von Individuen gleicher Intersexualitätsstufe das erste, was uns auffällt, die vollständige Unregelmäßigkeit des Auftretens der weißen Mosaikflecke. Bei den niedersten Intersexualitätsstufen kann der kleine, weiße Fleck sich irgendwo auf einem der 4 Flügel Vorder- oder Hinterseite befinden (s. Fig. 38—50). Bei den nächst höheren Stufen, wenn die weißen Flächen bereits größer geworden sind, können sie auf einem oder beiden Vorder- oder Hinterflügeln liegen, auf den beiden Flügeln einer Körperhälfte oder auf allen 4 Flügeln, wobei wieder die Verteilung im einzelnen völlig verschieden ist (Fig. 51—80). Bei den noch höheren Stufen sind dann zwar alle 4 Flügel betroffen, aber ohne jegliche Symmetrie und wenn schließlich einzelne Flügel ganz weiß werden, so ist dies auch ganz unregelmäßig, außer daß die kleineren Hinterflügel häufiger vorausseilen (Fig. 84, 89, 95, 96).

Wenn man diese verschiedenen Stufen nun aufmerksam betrachtet, so treten zwei Tatsachen klar hervor. Die erste ist, daß nicht die Anordnung der weiblich und männlich gefärbten Teile die Intersexualitätsstufen charakterisiert, sondern die quantitative Relation beider. In anderen Worten: einer bestimmten Intersexualitätsstufe steht ein bestimmtes Quantum Flügelgrundpigment zur Verfügung, das sich über den Flügel verteilt, wie es der Zufall (im Rahmen des physiologischen Verteilungsmechanismus) ergibt. An den Stellen aber, die kein Pigment mehr erhalten haben, füllen sich die Schuppen mit Luft, sind somit weiblich. Die zweite Tatsache, die eine Betrachtung der betreffenden Stücke zeigt, ist die: Die Pigmentierung geht von der Flügelbasis aus und fließt von da in Strömen, die dem Verlauf der Adern folgen, über den Flügel weg. Und der Zufall (vielleicht richtiger die Blutdruck- und Widerstandsverhältnisse im Augenblick des Pigmentaustritts) verteilt die Ströme in jener unregelmäßigen Weise über den Flügel. In Fig. 79 haben wir eine Anzahl Photos solcher Flügel mit Einzeichnung der Adern zusammengestellt. Wir glauben, daß man an ihnen das Ausströmen des Pigments geradezu zu sehen meint. Besonders wenn man die schwach intersexuellen Flügel, in denen der Strom nur ein paar schmale Streifen zwischen den Strombahnen ausläßt (s. auch Taf. III, Fig. 46, 47, 53)‘ vergleicht mit den stark intersexuellen Flügeln, in denen nur an einigen Adern entlang etwas Pigment ausgeflossen ist (s. auch Taf. V, Fig. 93—96), wird diese Vorstellung klar.



Fig. 79.

Serie intersexueller Männchen verschiedenen Grades mit eingezeichneten Hauptflügeladern zur Demonstration der Beziehungen des Pigmentstroms zum Aderverlauf.

Wie ist dies nun aber physiologisch zu erklären? Wir lassen die Frage gänzlich beiseite, ob das Pigment als solches in die Schuppen abgelagert wird, oder erst an Ort und Stelle aus dem Chromogen oxydiert wird. Oxydase und Sauerstoff sind nach allem, was wir wissen, überall genügend vorhanden, so daß diese Einzelfrage für uns gleichgültig ist. Wie steht es nun mit dem Chromogen? Wir wissen, daß das Chromogen ein Stoffwechselprodukt ist, entstanden durch Eiweißabbau, z. B. Tyrosin. Wir wissen, daß solche Produkte mit dem Blut an ihre Ablagerungsstellen im Körper geführt werden. Wir wissen, daß beim Schwammspinner der männliche und weibliche Stoffwechsel chemisch verschieden ist, wie u. a. bekanntlich daraus hervorgeht, daß das Blut beider ganz verschiedene Chlorophyllumwandlungsprodukte enthält. Wir wissen, daß mit dem Beginn der Intersexualität (dem Drehpunkt) auch der geschlechtliche Stoffwechsel umschlägt: denn wir sehen, daß die Phagocytose ebenso einsetzt, wie bei dem plötzlichen Umschlag des Stoffwechseltyps zur Zeit der Metamorphose; und ferner, daß Speicherung und Verbrauch der Reservestoffe ebenfalls den Typ des anderen Geschlechts annehmen. Nun gehört es zu dem Typ des männlichen Stoffwechsels, daß die Chromogene, die zum Grundpigment oxydiert werden, zur Zeit der Flügelfärbung in der nötigen Quantität vorhanden sind; sie sind also in der Puppe (wenn nicht schon in der Raupe) durch Eiweißspaltung bereitgestellt worden. Wenn daher in einer männlichen Puppe der Drehpunkt kommt, d. h. der männliche Stoffwechsel aufhört und der weibliche beginnt, so hört diese spezifische Chromogenproduktion auf: somit ist die Quantität eine ungenügende und wenn mit dem Blutstrom das Chromogen in die Flügeladern gepreßt wird (Blutdruckverhältnisse sind ja sehr bedeutsam in der Flügelentwicklung), und von dort in die Schuppen gelangt, so ist die Quantität nicht genügend, den ganzen Flügel zu decken und es kommt eben dahin, wohin es durch die Anordnung der Adern und die Widerstandsverhältnisse geführt wird. Die Quantität des Pigments auf dem intersexuellen Flügel ist somit ein Ausdruck der früheren oder späteren Lage des Drehpunkts, oder, anders ausgedrückt, eine Funktion der Zeit, die dem Individuum für die Chromogen liefernden Spaltungsprozesse vom männlichen Typ zur Verfügung standen. So zeigt also die entwicklungsphysiologische Analyse, daß das merkwürdige Scheinmosaik der Flügelfärbung ebenfalls ein Ausdruck des Zeitgesetzes der Intersexualität ist.

Eine kleine Tatsache sollte noch erwähnt werden, die eine schöne Illustration zu dem vorhergehenden liefert. Die Abbildungen zeigen, daß die pigmentierten Stellen der intersexuellen Männchen ebenso intensiv pigmentiert sind als normalerweise. Das Chromogen wurde also nicht entsprechend seiner geringeren Quantität in dünnerer Schicht verteilt, sondern jede Schuppe erhielt ihre richtige Quantität oder gar nichts. In sehr seltenen Ausnahmefällen kommt es aber vor, daß bei einem solchen Individuum ein zusammenhängendes Stück Flügelfläche vollständig, aber schwach pigmentiert ist. In diesem Fall hatte sich also ausnahmsweise die gegebene Chromogenquantität über eine größere Fläche verteilt, als sie normalerweise sollte.

Obwohl wir nicht glauben, daß sich wesentliche Einwände gegen die vorhergehende Interpretation des Phänomens erheben lassen, wollen wir doch noch auf zwei alternative Erklärungsweisen hinweisen. Wir könnten einmal in der gesamten Argumentation Chromogen durch Oxydase ersetzen. Die Situation wäre also dann die, daß stets genügend Chromogen vorhanden ist, daß aber das Quantum der Oxydase in analoger Weise eine Funktion der zeitlichen Lage des Drehpunkts ist. Es wäre dann also alles identisch, außer daß das, was aus den Adern austritt, ein bestimmtes Quantum Oxydase ist, das, da die zur Verfügung stehende Zeit konstant ist, je nach seiner Quantität eine bestimmte Menge Chromogen oxydiert. Es ließe sich auch manches zugunsten dieser Interpretation, die wir selbst in einer früheren Publikation vertraten, anführen, z. B. daß der Oxydasegehalt des Bluts männlicher Schwammspinnerpuppen wahrscheinlich größer ist als der weiblicher (schnellere Schwärzung nach Geyer). Wir möchten aber doch der obigen Interpretation den Vorzug geben, da es uns wahrscheinlicher erscheint, daß verschiedene Oxydasequanten verschieden hohe Oxydationsstufen des gesamten Chromogens bedingen würden. Es braucht wohl nicht hervorgehoben zu werden, daß für die Theorie der Intersexualität die beiden Alternativen das gleiche besagen.

Aber noch eine zweite Alternative muß erwähnt werden. Das Flügelmuster eines Schmetterlings ist nicht nur von Quantität und Qualität der Pigmente abhängig, sondern auch von Strukturverhältnissen, die die Lokalisation des Pigments an bestimmten Stellen bedingen¹⁾. Wir wollen von Austrittsstellen des Pigments reden, obwohl dies nicht

¹⁾ S. dazu unsere gleichzeitig im Arch. f. Entwicklungsmech. im Druck befindliche Arbeit über die Entwicklungsphysiologie des Schmetterlingsflügels.

wörtlich im physiologischen Sinn gemeint ist. In Fällen nun, in denen das ganze Flügelmuster der Geschlechter verschieden ist (etwa bei gewissen „mimetischen“ Formen), müssen also auch die Austrittsstellen geschlechtlich verschieden sein. Es könnte nun sehr wohl möglich sein, daß auch beim Schwammspinner solche Austrittsstellen für das Grundpigment, was sie auch immer seien, im männlichen Geschlecht vorhanden sind, im weiblichen fehlen. Wenn ihre Ausbildung ein allmählich verlaufender Entwicklungsprozeß ist, so könnte er natürlich bei Intersexualität in verschiedenem Maß vorzeitig zu Ende gebracht werden (bei weiblicher Intersexualität umgekehrt eingeleitet werden) und auf diese Weise würde zur Zeit der Pigmentierung nur einer progressiv verminderten Pigmentquantität der Austritt möglich sein. Wir wüßten aber nichts Positives zugunsten solcher Interpretation anzuführen. Es braucht wohl kaum versichert werden, daß die nötigen exakten Untersuchungen zur Entscheidung dieses Problems, die durch die Zeitumstände verhindert wurden, so bald als möglich nachgetragen werden sollen.

Wir haben bisher nur von den intersexuellen Männchen gesprochen. Wir können uns wohl die analogen Ausführungen für die intersexuellen Weibchen vom Gifutyp ersparen. Ein Blick auf die Abbildungen der Taf. II zeigt, daß wir einfach den spiegelbildlichen Vorgang haben, das progressive Zunehmen bestimmter Quantitäten Pigment nach genau den gleichen Gesetzen.

Und nun erhebt sich die schwierige Frage: Was bedeutet das Vorhandensein der beiden Typen weiblicher und nur eines Typs männlicher Intersexualität? Wir wollen gleich gestehen, daß wir bis jetzt keine befriedigende Antwort auf die Frage besitzen. Wohl können wir verstehen, daß der männliche Intersexualitätstypus vom weiblichen verschieden ist, wenn wir, wie vorher ausgeführt, annehmen, daß die Stoffwechselvorgänge, die schließlich zur allgemeinen Pigmentierung des männlichen Flügels führen, schon mehr oder minder lange im Gang sind, wenn der Drehpunkt im Männchen erfolgt, so daß zwar eine quantitativ verminderte, aber doch typische Pigmentbildung erfolgt. Warum aber bei der durch die Rasse Gifu I hervorgerufenen Intersexualität der weibliche Flügel sich anders verhält als sonst, ist eine sehr schwierige Frage. Bei Betrachtung dieser Weibchen fällt auf, daß sehr häufig die dunklere Pigmentierung, mit der die Intersexualität beginnt, nicht von den Adern, sondern von den Zickzackbinden ausgeht. Wir vermuten, daß von dieser Tatsache aus sich vielleicht einmal eine Erklärung finden lassen wird, die bisher noch völlig fehlt.

Eine andere aufklärungsbedürftige Frage ist es, warum bei intersexuellen Weibchen aller Stufen weiße „Spritzer“ auf den männlich gefärbten Flügeln vorkommen können. Ein ganz extremer Fall ist in dem Weibchenmännchen Taf. II, Fig. 36 abgebildet. Auch hier muß eine entwicklungsphysiologische Erscheinung vorliegen, deren Erkenntnis uns bis jetzt noch nicht gelang. Nur eines können wir mit einiger Sicherheit sagen, nämlich, daß der Färbungstypus der intersexuellen weiblichen Flügel nichts mit dem eigentlichen Intersexualitätsproblem zu tun hat, sondern ein Problem somatischer Vererbung darstellt. Daß

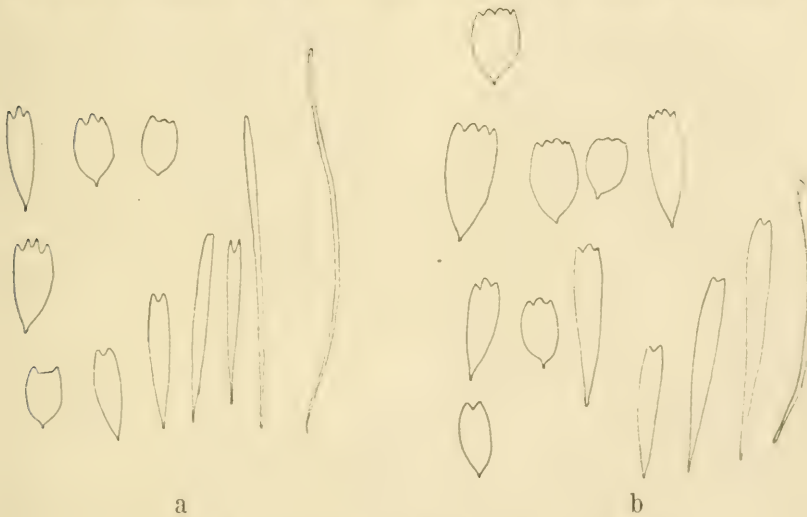


Fig. 80. Schuppen von der Mittelzelle des Vorderflügels.
a beim Weibchen, b beim Männchen.

dem so ist, zeigt ein Blick auf Taf. XI, deren Bedeutung später bei dem Kapitel über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere besprochen wird.

Wir können das Problem der Flügelfärbung nicht verlassen, ohne ein paar Worte über die Beschuppung zuzufügen. Die Schuppenform ist in beiden Geschlechtern sehr variabel und ebenso die Verteilung der Typen auf der Oberfläche des Flügels. Fig. 80 gibt einige Typen von beiden Geschlechtern wieder. Der einzige Geschlechtsunterschied, den man mit Sicherheit feststellen und als Merkmal benutzen kann, ist, daß beim Weibchen die breiten Grundschruppen von langen, dünnen Deckschuppen überragt werden, was beim Männchen nicht oder nur an wenigen Stellen des Flügels der Fall ist. Fig. 80 illustriert diese Diffe-

renz. Bei intersexuellen Weibchen der Hauptreihe sind diese Verhältnisse praktisch männlich. Bei den gefleckten Typen männlicher und weiblicher Intersexualität tragen die dunkeln Stellen männliche und die weißen Stellen, wenigstens bis zu einem gewissen Maß, weibliche Beschuppung, wie die Fig. 81 zeigt. Das erscheint nun auf den ersten Blick erstaunlich und legt die Idee eines geschlechtlichen Mosaiks, für die sonst jeder Anhaltspunkt fehlt, nahe. Die Schwierigkeit wird aber vielleicht durch Federleys¹⁾ Untersuchungen geklärt. Er zeigte, daß eine gewisse Beziehung zwischen Form der Schuppen und Pigmentierung

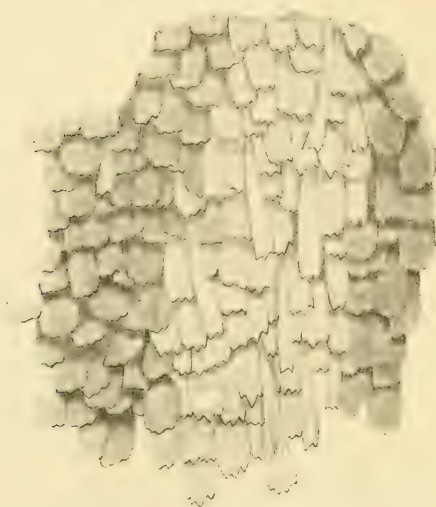


Fig. 81.

Beschuppung eines weißen Flecks auf dem Flügel eines intersexuellen Männchens.

besteht, und nimmt direkt an, daß der Druck der Haemolymphe bei dem Pigmentierungsvorgang in gewissem Maß die Schuppenform bestimmt; übrigens ist die Schuppenform auch in sehr hohem Maß von den äußeren Bedingungen beeinflussbar. So können gerade die langen weiblichen Schuppen in Temperaturexperimenten gänzlich zum Verschwinden gebracht werden (Federley). So dürfte die scheinbare Mosaikbildung wohl auf besondere entwicklungsmechanische Verhältnisse zurückzuführen sein.

Schließlich noch ein Wort über die Farbe der Körperbehaarung intersexueller Tiere. Bei dem weiblichen Haupttypus ist sie ebenso wie die Flügelfarbe von Anfang an männlich. Wenn ein dunkler Rückenstreif zum Charakter der Männchen der betreffenden Kombination gehört, so zeigen ihn auch die intersexuellen Weibchen. Bei der Mosaikform der intersexuellen Zeichnung folgt der Körper aber auch dem Verhalten der Flügel mit dem Erscheinen weißer Haarbüschel am braunen Leib oder umgekehrt. Diese Fälle zeigen eben, daß Körper- und Flügelfarbe korreliert sind, einem einheitlichen physiologischen Prozeß ihre Entstehung verdanken.

¹⁾ Federley, H. Lepidopterologische Temperaturexperimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen. Festschr. Palmén. Helsingfors, 1907.

VIII. Zusammenfassendes.

Eine aufmerksame Verfolgung der vorher besprochenen Tatsachen stellt es wohl völlig sicher, daß die Intersexualität entwicklungsphysiologisch vollständig erklärt wird durch das, was wir das Zeitgesetz der Intersexualität nannten: Ein Intersex ist ein Individuum, das sich bis zu einem gewissen Zeitpunkt als Weibchen (resp. Männchen) entwickelt hat und von diesem Drehpunkt an seine Entwicklung als Männchen (resp. Weibchen) vollendet. Das ansteigende Maß der Intersexualität ist ein Ausdruck der fortschreitenden Rückverlegung des Drehpunkts. Es dürfte angebracht sein, dieses Gesetz nun nochmals durch eine Zusammenstellung zu illustrieren, die zeigt, daß die Betrachtung aller Organe zu übereinstimmender Diagnose in bezug auf die zeitliche Lage des Drehpunktes führt. Die folgende Tabelle (s. Seite 180) faßt diese Daten für die großen Intersexualitätsgruppen zusammen.

Es braucht dem wohl kaum zugefügt zu werden, daß ebenso wie der Gesamttypus innerhalb einer Gruppe einer gewissen Fluktuation unterworfen ist, so auch die Korrelation des Typus der einzelnen Organe, ohne daß sie je über die Grenzen einer zu erwartenden Fluktuation hinausgeht. Wir haben früher schon gesehen, daß außerdem eine gewisse Verschiebung zwischen den Organen der rechten und linken Körperhälfte vorkommt. Dem Embryologen ist dergleichen auch von normalen Entwicklungsvorgängen bekannt und besonders bei Insekten ist öfters darauf hingewiesen worden.

8. Vergleich der genetischen und entwicklungsphysiologischen Tatsachen.

Nunmehr sind wir soweit, daß wir die genetischen und entwicklungsphysiologischen Tatsachen zusammenbringen können. Die genetische Analyse hatte uns gezeigt, daß bei der Determination des Geschlechts weibliche wie männliche Geschlechtsfaktoren im Spiel sind; daß ferner beiden eine gewisse Quantität der Aktivität zukommt, die wir Valenz nannten; daß schließlich das Endresultat in bezug auf das Geschlecht bestimmt wird durch die quantitative Relation der beiden Valenzen. Wir hatten dieses Resultat graphisch so dargestellt, daß wir die Valenzen uns als meßbare Quanten dachten und die Differenzen zwischen den männlichen und weiblichen Valenzen als Ausdruck für das Maß der

Lage des Drehpunktes auf Grund des Verhaltens von						
Typus	Antennen	Flügelform	Abdomen	Gonade	Kopulationsorgan	Puppenhülle
Weibliche Intersexualität	beginnend	Ende der Puppenruhe	Nach Verpuppung	Nach Verpuppung	Ende der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	schwach	2. Hälfte der Puppenruhe	Nach Verpuppung	Nach Verpuppung	2. Hälfte der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	mittel	1. Hälfte der Puppenruhe	Nach Verpuppung	Nach Verpuppung	1. Hälfte der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	Aomortyp	+ — Zeit der Verpuppung	Nach Verpuppung	Zeit oder nach Verpuppung	+ — Zeit der Verpuppung	Nach Bildung der Puppenhaut
	stark höchstgradig	Vor Verpuppung Vor Verpuppung	Vor Verpuppung Beträchtlich vor Verpuppung	Vor Verpuppung Beträchtlich vor Verpuppung	Vor Verpuppung + — Zeit der 4. Raupenhäutung	Teils z. Zt., teils vor Bildung der Puppenhaut
Männliche Intersexualität	Geschlechts-umkehr	Vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	Vor Bildung der Puppenhaut
	beginnend	Nach 1. Drittel der Puppenruhe	Ende der Puppenruhe	Ende der Puppenruhe	Ende der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	schwach	Nach 1. Drittel der Puppenruhe	2. Hälfte der Puppenruhe	Ende der Puppenruhe	Während der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	mittel	Im 1. Drittel der Puppenruhe	+ — Zeit der Verpuppung	+ — Zeit der Verpuppung	Spätestens Beginn der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
Männliche Intersexualität	stark Geschlechts-umkehr	? Vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	? ?	? Vor Bildung der Puppenhaut

Intersexualität benutzen. In folgender Fig. 82 ist das auf S. 67 erklärte Schema nochmals reproduziert. Die entwicklungsphysiologische Analyse gibt nun diesem Schema einen sehr konkreten Inhalt. Denn sie zeigte uns, daß das Maß der Intersexualität ein Ausdruck ist für die zeitliche Lage des sogenannten Drehpunktes. Die Situation ist somit jetzt die:

1. Intersexualität kommt zustande, wenn an einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung, dem Drehpunkt, eine Reaktion stattfindet, die wir die Umschlagsreaktion nennen können, die in ihrem physiologischen Effekt darin besteht, daß sie die alternativen Differenzierungs-

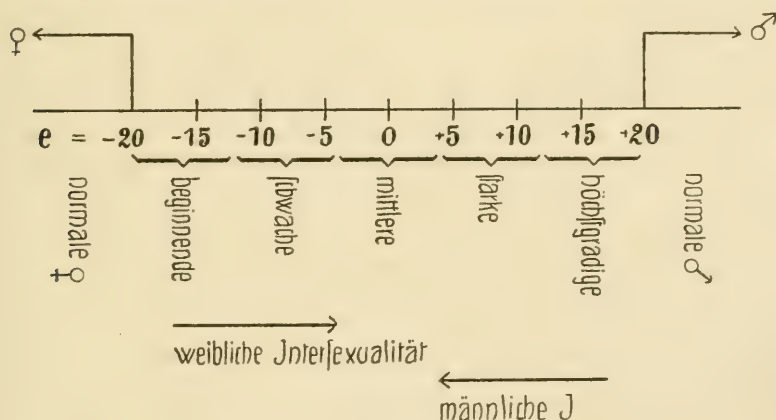


Fig. 82.

vorgänge zwingt, im Zeichen des andern Geschlechts zu verlaufen. Die weibliche Differenzierung springt in die männliche um oder umgekehrt.

2. Der Zeitpunkt des Einsetzens der Umschlagsreaktion ist maßgebend für das Maß der Intersexualität; je früher er liegt, umso höher der Grad der Intersexualität.

3. Das Auftreten der Umschlagsreaktion während der Entwicklung ist genetisch bedingt durch erbliche Eigenschaften der zur Kreuzung benutzten Rassen.

4. Die dabei in Betracht kommenden Erbfaktoren der geschlechtlichen Differenzierung unterscheiden sich voneinander in ihrer Valenz, d. h. Quantität.

5. Intersexualität wird genetisch produziert, wenn die Faktoren der männlichen und weiblichen Differenzierung quantitativ nicht richtig aufeinander abgestimmt sind.

6. Das Maß der Intersexualität ist genau proportional der Höhe dieser quantitativen Unstimmigkeit. Daraus aber folgt logischerweise:

a) Das normale Geschlecht wird dadurch bedingt, daß die gesamten Differenzierungsprozesse im Zeichen des physiologischen Einflusses verlaufen, der von dem oder den Faktoren des betreffenden Geschlechts hervorgerufen wird.

b) Da normalerweise in verschiedenen Individuen entweder der männliche oder der weibliche Differenzierungseinfluß herrschend ist, bei Intersexualität aber beide Einflüsse im selben Individuum aufeinander folgen können, so besteht der normale Geschlechtsvererbungsmechanismus darin, dem einen Einfluß die Oberhand zu geben.

c) Da Intersexualität durch das Auftreten der Umschlagsreaktion während der Differenzierung bedingt ist, und dies Ereignis durch abnorme quantitative Verhältnisse der Faktorenkombination herbeigeführt wird, so muß normalerweise die den differenzierungsbeherrschenden physiologischen Zustand hervorbringende Reaktion für das aktuelle Geschlecht schneller verlaufen als für das nicht erscheinende Geschlecht. Weibliche Intersexualität kommt somit zustande, wenn die neben der beherrschenden weiblichen Reaktion verlaufende männliche Reaktion schneller verläuft, als sie normalerweise sollte und noch während der Entwicklung die Oberhand gewinnt. (Umgekehrt bei männlicher Intersexualität.) Je schneller sie verläuft, je früher der Drehpunkt, je höher die Intersexualität.

d) Es sind somit koordiniert Quantität der Erbfaktoren und Geschwindigkeit einer Reaktion.

Welches ist nun die die Differenzierung beeinflussende Reaktion? Darauf kann unsere Untersuchung keine Antwort geben, wir müssen sie vielmehr aus Analogien ableiten. Und da kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die einzige bekannte physiologische Aktivität, die hierher paßt, die Hormonenwirkung ist. Hormone der Geschlechtsdrüse sind bekanntlich imstande, das Wesen der geschlechtlichen Differenzierung zu ändern, Hormone der Schilddrüse zwingen die Kaulquappe irgendwelchen Alters zu metamorphosieren. Wir behaupten somit, daß die von den Geschlechtstaktoren bedingte, mit bestimmter Geschwindigkeit verlaufende Reaktion die Produktion der Hormone der geschlechtlichen Differenzierung ist. Im Weibchen verläuft die Produktion der weiblichen Hormone schneller als die der männlichen, umgekehrt im Männchen und die in größerer Quantität vorhandenen Hormone beherrschen die Differenzierung. Normalerweise werden somit die Hormone des

anderen Geschlechts so langsam produziert, daß sie eine entscheidende Quantität erst nach Abschluß der Entwicklung erreicht haben würden. Wird diese Reaktion aber durch das Vorhandensein der höheren Quantität Erbfaktor beschleunigt, so fällt der Zeitpunkt, an dem diese Hormone das quantitative Übergewicht bekommen, noch in die Zeit der Entwicklung; das ist der Drehpunkt. Die Umschlagsreaktion ist also der Eintritt des Übergewichts der Hormone des entgegengesetzten Geschlechts.

Wenn nun die Erbfaktoren des Geschlechts Dinge sind, die mit einer Reaktion zusammenhängen (nämlich der Produktion der Hormone der geschlechtlichen Differenzierung), welche mit einer Geschwindigkeit verläuft, die der absoluten Quantität jener Faktoren proportional ist, so besagt das, daß die Erbfaktoren Dinge sind, die dem Massengesetz der Reaktionsgeschwindigkeit folgen. Nun müssen wir aber annehmen, daß Substanzen-Faktoren, die in Chromosomen oder nur im Spermatozoon übertragen werden, ein außerordentlich geringes Volum einnehmen, das in keinem Verhältnis zum Maß des Effektes steht, den sie bedingen. Und so ist es wohl das nächstliegende, zu schließen, daß sie Enzyme oder Stoffe von gleicher chemischer Ordnung wie die Enzyme sind, Stoffe, die eine spezifische Reaktion proportional ihrer Quantität beschleunigen.

Somit ist also die letzte Lösung des Problems der Intersexualität, zu der wir vordringen konnten, die: Jedes befruchtete Ei besitzt normalerweise die beiderlei Erbfaktoren, deren Aktivität für die Differenzierung des einen oder anderen Geschlechts erforderlich ist. Diese Geschlechtsfaktoren sind Enzyme oder Körper von ähnlichem physikalisch-chemischem Charakter. Jedes dieser Enzyme, das der männlichen wie das der weiblichen Differenzierung ist notwendig für die Ausführung (Beschleunigung) einer Reaktion, deren Produkt die spezifischen Hormone der geschlechtlichen Differenzierung sind. Bei Formen mit weiblicher Heterozygotie, wie es der Schwammspinner ist, wird das weibliche Enzym, wie wir kurz sagen wollen, rein mütterlich vererbt¹⁾. Ob dies nun plasmatische Vererbung oder solche im Y-Chromosom ist, jedenfalls ist jedes Ei identisch in bezug auf den Weiblichkeitsfaktor oder seine Produkte. Das männliche Enzym ist der nach dem bekannten

¹⁾ Siehe spätere Erörterungen.

Heterozygotie-Homozygotie-Schema mit dem X-Chromosom der Hälfte der Eier aber allen Spermatozoen überlieferte Geschlechtsfaktor. Absolute wie relative Quantität der beiden Enzyme ist ein festgelegter Erbcharakter einer Rasse. Der Mechanismus der Geschlechtsvererbung, der darin besteht, daß die zu Männchen bestimmten Eier zwei X-Chromosomen, zwei Faktoren M, zwei Dosen männliches Enzym erhalten, die zu Weibchen bestimmten Eier aber nur eines, einen, eine, ist somit ein Mechanismus, der dafür sorgt, daß zu Anfang der Entwicklung einer bestimmten stets gleichen Quantität weiblichen Enzyms entweder n oder $2n$ Maßeinheiten des männlichen Enzyms gegenüberstehen. Diese Quanten sind nun so dosiert, daß die Quantität q des weiblichen Enzyms größer ist als n des männlichen: die Produktion der Hormone der weiblichen Differenzierung eilt somit bei dieser Kombination voraus, die Entwicklung ist weiblich. Umgekehrt ergeben $2n$ des männlichen Enzyms eine höhere Konzentration als q des weiblichen, die Hormone der männlichen Differenzierung werden schneller produziert und ein Männchen entwickelt sich bei dieser Kombination. Der X-Chromosomen (Heterozygotie-Homozygotie)-Mechanismus erweist sich somit als eine ideale Methode des Ausgleichs der Relation zweier nebeneinander ablaufenden und konkurrierenden Reaktionsgeschwindigkeiten.

Da das Entscheidende die Relation zweier Quantitäten ist, so können die absoluten Quantitäten sehr verschieden sein, solange nur die richtige Relation gewahrt ist und solange die resultierenden Reaktionsgeschwindigkeiten in Harmonie sind mit den Zeitverhältnissen der Entwicklung. In der Tat erweisen sich verschiedene Rassen verschieden in bezug auf die absoluten Quanten der Enzyme. Werden aber solche Rassen gekreuzt, so wird die notwendige quantitative Relation gestört und das männliche Enzym kann relativ zu konzentriert sein für das weibliche Quantum, selbst im $1n$ -Zustand. Oder umgekehrt mag das weibliche Enzym zu konzentriert sein im Verhältnis zum männlichen, selbst im $2n$ -Zustand. Und dann werden die Produkte des zu konzentrierten Enzyms zu schnell gebildet, ihre wirksame Quantität wird noch innerhalb der Entwicklungsperiode erreicht, Intersexualität tritt ein.

Wir glauben, daß damit in der Tat das Problem im Prinzip gelöst ist, verhehlen uns aber nicht, daß damit noch nicht alle Einzelheiten klar sind. Gerade die Punkte, an denen Schwierigkeiten bestehen, sind aber solche, die an unserem Objekt nicht experimentell gelöst werden können. Es sind nämlich die über die Hormonenwirkung zu bildenden Detailvorstellungen, wie wir gleich sehen werden. Der Grund ist der, daß wir ein Objekt vor uns haben, an dem keine lokalisierte Hormonenproduktion existiert. Es ist bekannt, daß hier keinerlei Hormonenproduktion seitens der Geschlechtsdrüse stattfindet, und wir müssen also annehmen, daß die Produktion der Hormone der geschlechtlichen Differenzierung innerhalb jeder Zelle vor sich geht. Daß dem so ist, wird ja auch auf das schönste durch die kleinen Schwankungen der zeitlichen Vorgänge in den beiden Körperhälften wie auch innerhalb der verschiedenen Organe bewiesen. Diese Besonderheit der Insekten hat uns zweifellos die bisherige Analyse ermöglicht. Aber sie schließt weitere Versuche über die Hormone selbst wohl aus; in bezug auf ihre Wirkung sind wir daher auf Analogieschlüsse aus experimentell zugänglichen Objekten oder auf Spekulationen angewiesen.

Aber einen Schritt können wir noch weiter gehen, wenn wir versuchen, uns den Ablauf des ganzen Phänomens in einer Kurve klar zu machen. Wenn es auch übereilt wäre, an eine solche Betrachtungsweise physikalisch-chemische Spekulationen zu knüpfen, so zeigen sie doch einen Weg, auf dem sich vielleicht später einmal weiterschreiten läßt.

Als wir die mendelistisch-formale Analyse des Phänomens durchführten, zeigte es sich, daß die Annahme unmöglich ist, daß das einfache Überwiegen der Valenz der männlichen Faktoren über die weiblichen (oder umgekehrt) zur Erklärung ausreicht. Sie würde Geschlechts-umkehr erklären, aber nicht die verschiedenen Stufen der Intersexualität. Wir mußten deshalb das epistatische Minimum einführen, die Annahme, daß ein quantitativ bestimmter Minimalüberschuß der einen Quantität über die andere nötig ist, um über das Geschlecht zu entscheiden. Wenn wir diese symbolische Sprache nun in reale übersetzen, so heißt es, daß die höhere Ausgangskonzentration eines der beiden Enzyme nicht definitiv zu seinen Gunsten entscheidet, sondern daß ein Minimum dieser Differenz nötig ist, um die völlige Entscheidung — beide Geschlechter — herbeizuführen und daß zwischen den beiden Minimen für $vF-vM$ und $vM-vF$ eine Serie von Werten dieser Differenz liegt, die die Intersexualität bedingen. Da wir nun wissen, daß Intersexualität entsteht, wenn die Quantität der Hormone einer

Art größer wird als die der anderen Art und zwar während der Entwicklung, so besagt dies, daß die Kurven für die Produktion der männlichen oder weiblichen Hormone so gestaltet sein müssen, daß sie im Normalfall sich nicht während der Differenzierungszeit schneiden, daß aber die gleiche Art von Kurven bei Änderung einer Variablen, nämlich der Ausgangskonzentration, sich proportional (oder umgekehrt proportional) dem Wert der

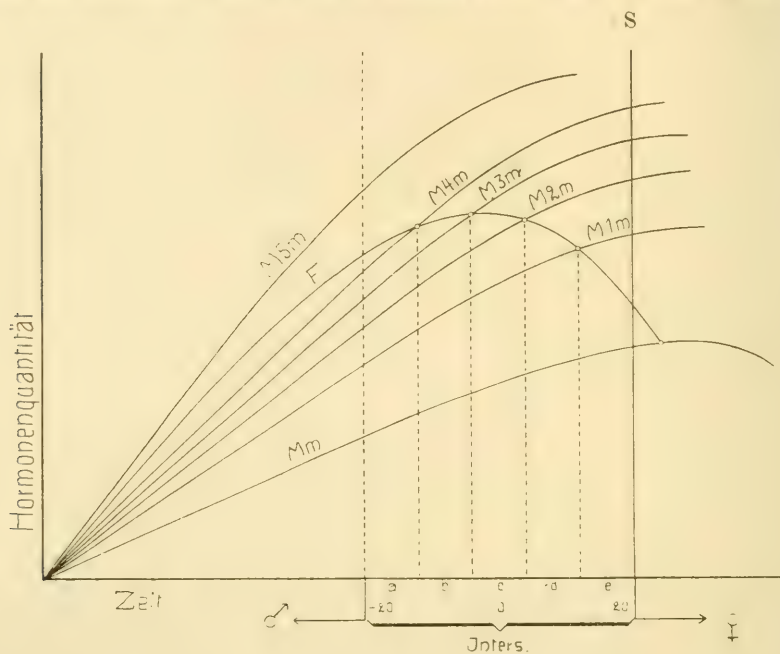


Fig. 83.

Variablen noch während der Entwicklungszeit schneiden müssen. Die Kurven der Hormonenproduktion in den verschiedenen Intersexualitätsexperimenten könnten also so aussehen, wie Fig. 83 zeigt, wobei wir die Entwicklungszeit als konstant annehmen, was ja in Wirklichkeit nicht der Fall ist. Die betreffende Korrektur, also eine Verschiebung der Linie S—S = Ende der Differenzierung nach rechts und links kann leicht angebracht werden.

F ist die Kurve der Produktion der weiblichen Hormone, Mm die der männlichen Hormone im Normalfall, M_{1m}, M_{2m} usw. die der männlichen Hormonenproduktion bei verschiedenen Graden der weiblichen Intersexualität. Die Schnittpunkte der F- und M-Kurven bedeuten

dann den Drehpunkt. Füllen wir von ihnen aus Lote auf die Abszisse, so erhalten wir das früher so oft benutzte lineare Schema der Intersexualität. Wir empfehlen den letzteren Punkt, die geometrische Relation der beiden Darstellungsweisen, besonders aufmerksamer Betrachtung. Denn wenn man ihn durchdenkt, muß man die so notwendige Klarheit über die logischen Beziehungen zwischen der Erkenntnis des genetischen Mechanismus und der seiner physiologischen Bedeutung erhalten.

Im Prinzip müssen diese Ausführungen für die weibliche Intersexualität auch für die männliche gelten. Wenn wir etwa in vorstehendem Schema die Kurve M_{4m} als die Kurve für MM bezeichnen, so gibt sie das Verhalten für normale Männchen wieder und männliche Intersexualität erschiene, wenn diese Kurve näher an die Kurve F heranrückte oder schon früher ihren absteigenden Schenkel zeigte. Man könnte aus dieser Kurve denn auch eine Erklärung ablesen, warum die männliche Intersexualität des höheren Typus eine so große Variationsbreite hat und warum die höchsten Stufen männlicher Intersexualität fehlen. Wir sehen aber davon ab, auf Einzelheiten einzugehen, da wir die Analyse der männlichen Intersexualität noch nicht als abgeschlossen betrachten, und da fernerhin, wie leicht sichtbar, eine Diskussion sehr schwierig ist, solange Anhaltspunkte über die Form der involvierten Kurve fehlen. Nur auf einen Punkt sei hingewiesen. Wir hatten für gewisse Kreuzungen einen Faktor T eingeführt. Wir glauben, daß physiologisch dies ein Faktor ist, der die Entwicklungszeit verlängert und damit die Möglichkeit schafft, daß der Schnittpunkt der M- und F-Kurven in Grenzfällen noch in die Entwicklungszeit fällt (Verschiebung der Linie S—S nach rechts im Schema). Aber auch hier wollen wir mit Einzelheiten auf weiteres Material warten. Einiges kann ja jetzt schon aus den oben mitgeteilten Zeitdaten abgelesen werden.

9. Die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere.

In unseren ersten Publikationen über das dieser Arbeit zugrunde liegende Material glaubten wir uns ausschließlich mit der Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere zu befassen und brachten dies in den genetischen Formeln zum Ausdruck. Als sich dann später zeigte, daß auch die Geschlechtsdrüsen in den Kreis intersexueller Veränderungen

einbezogen waren, erweiterten wir die betreffende Formeln durch Hinzufügung der Symbole für das Geschlecht selbst. Die Benutzung solcher Formeln schien damals vollständig gerechtfertigt angesichts der wohlbekannten Tatsache, daß bei unserm Objekt keine physiologischen Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüse und sekundären Geschlechtscharakteren bestehen. Die inzwischen durchgeführte Analyse und insbesondere die entwicklungsphysiologische Lösung des Problems haben nun erwiesen, daß jene Formulierungen unberechtigt sind, und daß Geschlecht wie sekundäre Geschlechtscharaktere zusammen nur alternative Differenzierungsmöglichkeiten des gleichen Materials unter der Einwirkung verschiedener Hormone sind; und daß der Unterschied zwischen diesem Objekt und solchen, wo die Hormonensekretion der Geschlechtsdrüse bekannt ist, darin besteht, daß hier die Hormonenproduktion nicht in einem Zentralorgan, sondern innerhalb jeder Einzelzelle erfolgt. Daraus folgt nun, daß es ein Problem der Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere gar nicht gibt. Das muß aber durch genetische Tatsachen bewiesen werden, wozu hier zum ersten Mal eine entscheidende Möglichkeit gegeben ist.

Es ist von neueren Autoren des öfteren auf den Unterschied zwischen geschlechtsgekoppelter (sex-linked) und geschlechtsbegrenzter (sex-limited) Vererbung hingewiesen worden. Da sich im deutschen Sprachgebrauch das Wort „geschlechtsgekoppelt“ nicht eingeführt hat und „geschlechtsbegrenzt“ statt dessen allgemein benutzt wird, so ist es besser, zu unterscheiden zwischen geschlechtsbegrenzter (gleichbedeutend dem englischen sex-linked) und geschlechtskontrollierter (gleichbedeutend dem englischen sex-limited) Vererbung. Geschlechtsbegrenzte Vererbung ist sodann die Vererbung eines somatischen Charakters in dem Geschlechtschromosom. Der Charakter hat nichts mit dem Geschlecht zu tun, außer daß er in das Räderwerk des Geschlechtsvererbungsmechanismus hineingeraten ist. Geschlechtskontrollierte Charaktere sind aber Charaktere, die entwicklungsphysiologisch zwei alternative Differenzierungsmöglichkeiten haben; das aktuelle Geschlecht aber entscheidet, welche Alternative eintritt. Nach dieser Definition gibt es also kein Problem der Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere, sondern nur ein Problem der Vererbung der genotypischen Beschaffenheit und ihrer Beeinflussung durch die Geschlechtskontrolle.

Die älteren Autoren (Darwin, Weismann) haben, ohne daß sie es so ausdrückten, wie es jetzt möglich ist, das Problem jedenfalls in

diesem Sinne betrachtet, wenn sie darauf hinwiesen, daß bei Kreuzungen jedes Geschlecht die Speziescharaktere des anderen mitvererbt. Die Entdeckung der Geschlechtshormone gab dieser Auffassung dann einen bestimmten physiologischen Inhalt. Forscher, die sich mit Objekten befaßten, bei denen die innere Sekretion der Geschlechtsdrüse eine entscheidende Rolle spielt, definierten daher auch sekundäre Geschlechtscharaktere als solche Speziescharaktere, die unter den Einfluß der Geschlechtshormonenwirkung fallen (Tandler und Grosz¹⁾). Dies dürfte auch im wesentlichen die Stellung der botanischen Genetiker zum Problem sein (Baur²⁾). Wie schon gesagt, konnten solche Gesichtspunkte nicht ohne weiteres auf Insekten übertragen werden, angesichts des Fehlens der innersekretorischen Funktion. Allerdings fand man, wenn die Vererbung von nur in einem Geschlecht vorhandenen Charakteren studiert wurde, besonders in den Fällen des unisexuellen Polymorphismus (de Meijere, Gerould, Fryer), daß die Annahme unumgänglich ist, daß in beiden Geschlechtern die gleichen Faktorkombinationen stattfinden, ob sie sichtbar werden oder nicht. Das hat nun zu mannigfachen Interpretationen geführt. Manche Autoren führen in die Mendelschen Formeln symbolische Inhibitoren, Koppelungen, Dominanzwechsel ein, so daß die Tatsachen symbolisch erklärt werden (Gerould, Fryer). Andere behandeln die Fälle als besondere Formen der geschlechtsbegrenzten Vererbung unter Zufügung der notwendigen Hilfsannahmen (de Meijere, Goldschmidt, Gerschler³), andere erklären, daß die Versuche mendelistisch erklärt sind, wenn man annimmt, daß das Geschlecht bedingt wird durch einen unabhängigen Mendelfaktor, der anwesend sein muß, damit bestimmte andere Faktoren sichtbaren Einfluß ausüben (Baur), eine Annahme, die in genetischer Sprache das gleiche bedeutet, was Tandler physiologisch ausdrückt. Schließlich gibt es Autoren, die auf eine Erklärung des Phänomens verzichten und die Tatsachen nur benutzen, um gegen die cytologische Interpretation der Geschlechtsvererbung Sturm zu laufen (Foot und Strobell).

Die Tatsachen der Intersexualitätsversuche klären nun die Situation auch für die Insekten vollständig, und zwar ist es, wie schon gesagt, auch hier so, daß die unabhängig vererbten somatischen Charaktere von

¹⁾ Tandler u. Grosz, Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin. 1912.

²⁾ Baur, E. Einführung in die Vererbungslehre. 2. Aufl. 1914.

³⁾ Zitate und Besprechung in unserem „Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920.

den Hormonen der geschlechtlichen Differenzierung in eine von zwei Alternativen gezwungen werden. Der Unterschied besteht, wie mehrfach betont, nur darin, daß die Hormonenproduktion nicht in der Geschlechtsdrüse lokalisiert ist. In unserem Fall nun können wir diese Situation direkt demonstrieren und zwar in folgender Weise:

Die verschiedenen, zur Untersuchung benutzen Rassen unterscheiden sich typisch in einer Anzahl von Charakteren. Die Bastarde haben also auch, je nach der Kreuzung, eine charakteristische Beschaffenheit, und ebenso die Spaltungen weiterer Generationen. Wir können nicht auf Einzelheiten eingehen, bevor unsere Untersuchungen über die Vererbung der Rassencharaktere vorliegen, wir können aber unseren Fall auch ohne Eingehen auf Details und Zahlenverhältnisse belegen. Ein sehr charakteristisches Merkmal gewisser Rassen ist die Färbung der männlichen Flügel. Unsere Behauptung kann somit bewiesen werden, wenn wir zeigen, daß intersexuelle Weibchen, die die männliche Flügel-färbung annehmen, in deren Typus identisch sind mit den Männchen der gleichen Zucht, und wo die letzteren eine Spaltung der Zeichnungscharaktere zeigen, dieselbe Spaltung erkennen lassen. Das ist in der Tat der Fall. Taf. XI illustriert einen besonders eklatanten solchen Fall durch Zusammenstellen der Färbungstypen von Männchen und intersexuellen Weibchen der gleichen Zucht bei komplizierter, noch nicht analysierter, Spaltung.

Dies zeigt also, daß die Weibchen die gleichen Faktorenkombinationen besitzen wie die Männchen und daß ihr Effekt ohne weiteres sichtbar wird, wenn bei Intersexualität die Hormone der männlichen Differenzierung in Aktion treten. Das Analoge läßt sich nun auch für rein weibliche Eigenschaften beim Männchen zeigen. Ein typisch weibliches Rassenmerkmal ist die Farbe der Afterwolle, die von fast schwarz bis hellgelb variiert. Wenn nun Männchen intersexuell werden, so zeigen sie dieselbe Farbe der Afterwolle, wie ihre Schwestern. Einzelheiten sollen später publiziert werden. Damit kann, glauben wir, das vielbesprochene Problem der Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere als erledigt betrachtet werden. Wegen weiterer Ausführung s. das gleichzeitig gedruckte Buch.

10. Cytologisches.

In mündlichen Diskussionen unserer Befunde wurde uns immer wieder die Frage vorgelegt: Was zeigen die Chromosomen? Wer auf-

merksam die vorher geschilderten Tatsachen verfolgt hat und sich über das Wesen der Beziehung zwischen Chromosomen und Erbfaktoren klar

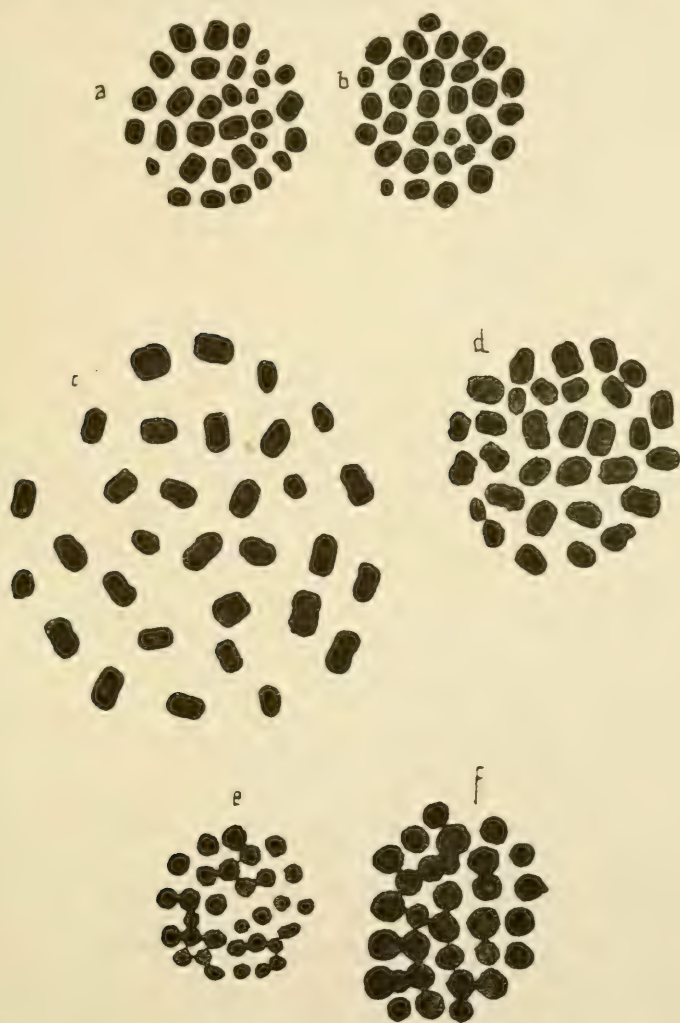


Fig. 84. a, b Äquatorialplatten der ersten Spermatocytenteilung von a *dispar*, b „*japonica*“, c und d desgl. in der ersten Reifeteilung des Eis, c *japonica*, d *dispar*, e, f Spermatocytenplatte der Rasse Aomori (e) und Hokkaido (f) bei gleicher Behandlung. a—d nach Seiler, e, f nach Goldschmidt.

ist, kann keinerlei Hoffnung hegen, daß das Studium der Chromosomenverhältnisse irgend etwas zur Klärung unseres Falles beitragen könne.

Das einzige, was erwartet werden könnte, ist eine cytologische Bestätigung, daß in den Fällen von Geschlechtsumkehr die Hälfte der Individuen die Chromosomenbeschaffenheit des genetischen Geschlechts besitzen. Leider ist unser Objekt für diesen Nachweis nicht geeignet, da es bisher nicht möglich war, die XY-Gruppe von den anderen Chromosomen zu unterscheiden. Die Chromosomenzahl bei allen untersuchten Rassen beträgt $n = 31$, $2n = 62$. In Fig. 84 a, b sind Spermatocytenplatten abgebildet von einer europäischen und einer japanischen Rasse, in Fig. 84 c, d die Platten der ersten Reifeteilung im Ei (beide nach Seiler). Trotz der Schönheit und der absoluten Klarheit der Chromosomenverhältnisse ist es nicht möglich, festzustellen, welches das Geschlechtschromosom ist.

Eine andere Möglichkeit des Chromosomenstudiums ist, daß die Größe der Chromosomen irgend eine regelmäßige Beziehung zur Valenz der Erbfaktoren zeigen könnte, trotz sehr geringer physiologischer Wahrscheinlichkeit. Das Resultat ist absolut negativ. Die Figuren 52, 53 unserer Publikation im Journ. Exp. Zool. 1917 sind im gleichen Stadium bei gleicher Vergrößerung nach identischer technischer Behandlung aufgenommen. Sie sind hier nochmals als Skizzen in Figur 84 e, f wiedergegeben. Dort zeigt die schwächere Rasse die größeren Chromosomen, in andern Fällen ist es umgekehrt. Irgendeine allgemeine Korrelation läßt sich nicht feststellen und eine spezielle für die Geschlechtschromosomen ist ja unzugänglich. So haben wir denn auf weitere Chromosomenstudien verzichtet.

Noch ein Problem gehört hierher. Es ist eine alte Behauptung, daß die beiden Geschlechter bei Schmetterlingen aus Eiern verschiedener Größe entstehen. Cuénot hat dies längst widerlegt. Aber da in neueren Arbeiten über die Geschlechtsverhältnisse von Tauben (Riddle) der Eigröße wieder eine bedeutende Rolle zugeschrieben wird, so haben

Rasse	Größter Eidurchmesser					
	230—34	35—39	40—44	45—49	50—54	55—59
Hokkaido	2	1	2	6	19	4
Schneidemühl . . .	—	—	—	—	2	1
Massachusetts . . .	—	1	2	3	17	12
Gifu	—	—	1	8	24	13
Ogi	—	—	—	—	5	5
Aomori	2	—	2	6	14	4

wir ein paar orientierende Messungen an Eiern einiger Rassen ausgeführt. Die folgende Tabelle gibt die Resultate.

Nur in einem Fall, bei der Rasse Aomori, erscheint eine nicht sehr klare Andeutung von Zweigipfligkeit der Kurve. Die Tabelle zeigt weiterhin, daß gar keine Korrelation zwischen Eigröße und den verschiedenen „Valenzen“ besteht. Das einzige Positive, was sie zeigt, ist, daß die kleinste Rasse Hokkaido die kleinsten Eier hat und die größte Rasse Ogi etwa die größten. Aber die kleine Rasse Schneidemühl hat ebenso große, ja größere Eier als Ogi. Das Resultat dieser orientierenden Messung ermutigte nicht, in dieser Richtung weiter zu suchen.

11. Intersexualität und somatische Mutation.

Nur mit wenigen Sätzen sei darauf hingewiesen — was nach allem Vorhergehenden selbstverständlich ist — daß Intersexualität genetisch völlig unabhängig ist von etwaigen somatischen Mutationen. Wir besitzen eine solche in dem Ausfallen der Zickzackbinden auf den Flügeln und sie erwies sich als einfaches Mendelsches Rezessiv und züchtet jetzt in 6 Generationen rein (mut. Lunata). Die reinen Rezessiven wurden zuerst 1913 erhalten aus einer F_2 -Generation, die außerdem männliche Intersexualität zeigte. Der lunata-Charakter re-kombinierte sich dann entsprechend und fand sich dann bei den männlichen Intersexen ebenso wie bei normalen Männchen und Weibchen. Dies blieb so in den F_3 - bis F_8 -Zuchten, die meist Intersexualität aufwiesen. In den Taf. zeigen die Männchen Fig. 38, 53, 61, 68, 69, 70, 75 den lunata-Charakter, ebenso beide Geschlechter der Photographie Fig. 78.

Die gleiche Tatsache kann auch illustriert werden, wenn ein heterozygoten ♀ schwach \times stark mit dem starken Männchen rück-

in Mikrometereinheiten

60—64	65—69	70—74	75—79	80—84	85—89	90—94	95—300
4	—	—	—	—	—	—	—
1	1	5	10	14	2	2	—
6	—	1	—	—	—	—	—
1	—	—	—	—	—	—	—
5	5	12	6	2	—	—	1
13	—	—	—	—	—	—	—

gekreuzt wird. Es resultieren nur intersexuelle ♀, aber somatische Charaktere, wie Flügelfärbung (s. sekundäre Geschlechtscharaktere) spalten. Um mit farbigen Abbildungen zu spaaren, sei auf Taf. XI hingewiesen, die im Prinzip das gleiche illustriert, wenn auch nicht bei dieser Rückkreuzung.

12. Die biologische Bedeutung der Valenzvariation.

Es ist zweifellos höchst bemerkenswert, daß geographische Rassen einer Art, die sonst sehr nahe verwandt sind, sich in einer so absonderlichen physiologischen Eigenschaft, wie es die Valenz der Geschlechtsfaktoren ist, unterscheiden, und es liegt daher nahe, eine Erklärung hierfür zu suchen. Wir kommen in der gleichzeitig gedruckten Abhandlung über die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung ausführlich auf dies Problem zurück, das auf das engste mit dem Problem der geographischen Variation verknüpft ist, und weisen hier nur auf ein paar hauptsächliche Punkte hin. Nach dem sexuellen Verhalten können wir drei Hauptgruppen unterscheiden:

- a) die schwachen Rassen von Europa und Hokkaido,
- b) die schwachen Rassen von Südjapan,
- c) die starken Rassen des übrigen Japan.

(Es braucht wohl nicht zugefügt zu werden, daß das zunächst nur soweit gilt, als unsere Kenntnis der Rassen reicht.)

Wenn wir diese drei Gruppen nun näher betrachten, so zeigt es sich zunächst, daß sie auch in genau der gleichen Weise bestehen, wenn wir die Unterscheidungsmerkmale der Rassen in somatischer Hinsicht studieren, wie in jener Schrift gezeigt werden wird. Was dies biologisch bedeutet, wird klar, wenn wir die Hokkaidorasse von Japan betrachten, die sich als einzige fast genau wie die schwachen europäischen Rassen verhält. Hokkaido aber hat das gleiche Klima wie Mitteleuropa. Sapporo liegt sogar auf derselben Isotherme wie Berlin. Betrachten wir nun daraufhin die beiden anderen japanischen Gruppen, so sind sie ebenfalls voneinander wie von der ersten Gruppe klimatisch verschieden. Die schwachen südjapanischen Rassen bewohnen ein subtropisches Klima mit heißem langem Sommer und mildem Winter. Die starken japanischen Rassen bewohnen jedoch Striche mit heißem langem Sommer und kaltem Winter. Mit dieser Anordnung stimmt nun auch der Lebenszyklus überein. Europäer und Hokkaido haben eine kurze Larvenzeit und lange Überwinterungsperiode, im übrigen Japan aber

nimmt erstere dauernd nach Süden zu, letztere ab. Sollte also nicht die Valenz der Geschlechtsfaktoren ein Charakter sein, der die geschlechtlichen Differenzierungsvorgänge mit dem Zeitablauf des Lebenszyklus harmonisiert? Interessante biologische und evolutionistische Probleme bieten sich hier dar, die wir in der erwähnten, in Druck befindlichen Schrift besprechen. Dort wird auch der Beweis geführt werden, daß die in diesem Abschnitt gegebenen Andeutungen das Richtige treffen, und damit ein wichtiger Schlußstein für die Lösung des Problems der Intersexualität geliefert, der selbst wieder weittragende neue Ausblicke eröffnet.

15. Schlußbemerkung.

Wir beschränkten uns in vorstehender Arbeit auf die Mitteilung der Tatsachen in kürzester Form und ihre direkte Interpretation. Es ist wohl klar, daß die Befunde bereits jetzt weitgehende Perspektiven in bezug auf das Geschlechtsproblem als solches als auch auf die physiologische Seite des Vererbungsproblems eröffnen. Um die Mitteilung der Tatsachen, die ja von den subjektiven Schlußfolgerungen, die wir daraus ziehen wollen, unabhängig sind, nicht durch einen umfangreichen „allgemeinen Teil“ zu belasten, entschlossen wir uns, diese Folgerungen sowohl für das Geschlechtsproblem als auch für die Vererbungstheorie getrennt zu veröffentlichen; auf diese gleichzeitig gedruckten Arbeiten verweisen wir daher wegen der Einordnung unserer Befunde in das Gesamtgebiet¹⁾, sowie wegen der verwandten Literatur. Die geringe Literatur zu unserem direkten Gegenstand ist bereits in früheren Veröffentlichungen gewürdigt, ebenso auch manches von einschlägigen Arbeiten an anderen Objekten.

Frühere Mitteilungen des Verfassers über den Gegenstand.

- 1911. Die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere. Mitt. Ges. Morph. Phys. München, Vortrag v. 21. 11. 1911.
- 1912. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. Zeitschr. ind. Abst. Vererbl. 7.

¹⁾ Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, Borntraeger, 1920.

Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung. Votr. Aufs. Entwicklmech. Org. Berlin, Springer. 1920.

1913. Weitere Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Mitt. Ges. Morph. Phys. München, Vortrag 8. 7. 1913.
1914. Erbliehkeitsstudien an Schmetterlingen II. (zusammen mit H. Poppelbaum) Zeitschr. ind. Abst. Vererbsl. 11.
1915. Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Biol. Centrbl. 35.
- A preliminary report etc. Proc. Nat. Ac.-Sc. Washington I. 1915.
1916. Genetic factors and Enzyme reaction. Science 43, 1916.
- Experimental intersexuality and the Sex-Problem. Amer. Natur. 50, 1916.
- Die biologischen Grundlagen der conträren Sexualität und des Hermaphroditismus beim Menschen. Arch. Rassen. Ges. Biol. 12.
1917. A further Contribution to the theory of sex. Journ. Exp. Zool. 22, 1917.
- Intersexuality and the endocrine aspect of sex. Endocrinology V. 1. 1917.
1919. Intersexualität und Geschlechtsbestimmung. Biol. Central. 39.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Serie intersexueller Weibchen vom Haupttypus.

- Fig. 1—2. Beginnende Intersexualität. Kreuzung Kum \times Gif II, V B 49.
- Fig. 3—4. Schwache Intersexualität. Kreuzung Mass \times (Ao \times Gif II)², X A 48.
- Fig. 5—9. Mittlere Intersexualität.
- 5—7 Kreuzung [(Kum \times Schnei) \times (Schnei \times Kum)] \times Ao, X A 53, Minusindividuen.
- 8, 9 (Kum \times Schnei)² \times (Ao \times Gif)², X A 54.
- Fig. 10—13. Mittlere bis starke Intersexualität.
- 10 (Mass \times Hok) \times Og X A 59.
- 11—12 (Mass \times Hok) \times Ao, X A 60, der Aomorityp.
- 13 Mass \times (Gif \times Ao)², X A 49, Aomorityp plus.
- Fig. 14—16. Starke Intersexualität.
- 14 Mass \times (Schnei \times Ao), W A 95, Aomorityp plus.
- 15 (Mass \times Hok) \times Ao, X A 60, dgl. extremes Plusindividuum.
- 16 (Mass \times Hok) \times Ogi, X A 59, extremes Plusindividuum.

Tafel II.

Serie intersexueller Weibchen vom Gifutypus.

- Fig. 17—23, 26. Schwache Intersexualität.
- 17 Hok \times Gif I, V A 51.
- 18—23, 26 Schnei \times Gif I aus V A 26, V B 47.

Fig. 24, 25, 27, 28. Mittlere Intersexualität.

24 Schnei \times Gif I, V A 26.

25, 28 Schnei \times Gif I, V A 21 \times 31.

27 Fiu \times Gif I, V A 35, Minusindividuen.

Fig. 29—34. Starke Intersexualität. Fiu \times Gif I, V A 35.

Fig. 35, 36. Höchstgradige Intersexualität, Weibchenmännchen.

35 aus Schles \times Jap X T 14.

36 aus Schles \times (Jap Y \times Jap Br)² Ua.

Tafel III.

Intersexuelle Männchen.

Fig. 37. Normales ♂ aus T 14.

Fig. 38—50. Beginnende Intersexualität.

38, 44, 50 aus Y B 12 (Ogi \times Berl)².

43, 48, 49 aus Y B 22 (Gif II \times Berl) \times Berl.

39, 42 aus Y B 7 (Kum \times Berl)².

46 aus Y B 13 (Ogi \times Berl)².

45 aus Y B 26 (Ogi \times Berl) \times Berl.

47 aus Y B 44 (Jap \times Schles)⁷.

41 aus W B 45 (Jap \times Schles)⁵ v. d. Unterseite.

40 aus W A 29 (Schnei \times Ao) Extraweibchen \times (Ao \times Schnei).

Fig. 51—56. Schwache Intersexualität.

52, 55 aus Y B 22 (Gif II \times Berl) \times Berl.

51 aus Y B 26 (Ogi \times Berl) \times Berl v. d. Unterseite.

54 aus Y B 12 (Ogi \times Berl)².

56 aus W A 31 (Ogi \times Schnei)².

53 aus W A 27 (Kyo \times Schnei) \times (Schnei \times Kyo).

Tafel IV.

Fig. 57—60. Schwache Intersexualität.

57 aus Y B 11 (Gif II \times Berl)².

58 aus X B 50 (Jap X \times Schles)⁶.

59 aus Y B 26 (Ogi \times Berl) \times Berl.

60 aus Y B 12 (Ogi \times Berl)².

Fig. 61—76. Mittlere Intersexualität.

61, 71 aus Y B 48 (Jap X \times Schles)⁷.

62, 67, 73 aus Y B 22 (Gif II \times Berl) \times Berl.

63, 64 aus Y B 12 (Ogi \times Berl) \times Berl.

66, 68 aus X B 48 (Jap X \times Schles)⁶.

74, 75 aus Y B 46 (Jap X \times Schles)⁷.

65 aus Y B 13 (Ogi \times Berl)².

69 aus W B 43 (Jap X \times Schles)⁵.

70 aus Y B 26 (Ogi \times Berl) \times Berl.

72 aus X A 51 [(Fuk \times Schnei) \times (Schnei \times Fuk)] \times [(Schnei \times Hok) \times (Hok \times Schnei)].

76 aus W B 43 (Jap X \times Schles)⁶.

Tafel V.

Intersexuelle Männchen.

Fig. 77—81. Mittlere Intersexualität (Fortsetzung).

77 aus Y B 48 (Jap X × Schles)⁷.

80 aus X B 41 (Gif I × Fiu)².

78, 79, 81 aus X A 51 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × [(Schnei × Hok) × (Hok × Schnei)].

Fig. 82—96. Starke Intersexualität.

85, 86, 88, 91, 94 wie 78, 79, 81.

82, 87 aus X A 50 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × Hok.

84, 89, 90, 92, 93, 95, 96 aus V A 44 Fuk × Hok.

83 aus Y B 46 (Jap X × Schles)⁷.

Tafel VI.

Antennen..

Fig. 97. Normales Weibchen.

Fig. 98—101. Beginnende Intersexualität.

98, 99 aus X A 55 (Kum × Schnei)³ × (Gif I × Ao)².

100, 101 aus T 22, Jap Br 9. Inzucht.

Fig. 102—107. Schwache Intersexualität.

102 aus X A 49 Mass × (Gif × Ao)², Minustier.

103—105 aus X A 53 [(Kum × Schnei) × (Schnei × Kum)] × Ao, Minustier

106 aus X A 48 Mass × (Ao × Gif)², Minustier.

107 aus X A 54 (Kum × Schnei)³ × (Ao × Gif)².

Fig. 108—114. Mittlere Intersexualität (einschl. Aomorityp).

108, 109 aus X A 53, wie 103—105.

110, 113 aus X A 59 (Mass × Hok) × Ogi.

111 aus X A 60 (Mass × Hok) × Ao.

112 aus Y A 55 (Kum × Schnei)² × (Gif I × Ao)².

114 aus Y A 47 Mass × Ogi.

Tafel VII.

Antennen..

Fig. 115—123. Mittlere bis starke Intersexualität.

115 aus V A 21 × 31 Schnei × Gif I.

116 aus X A 60 (Mass × Hok) × Ao.

117 aus X A 54 (Kum × Schnei)³ × (Ao × Gif)².

118 aus T 14 Schles × Jap X, Minustier.

119, 121, 122 aus X A 59 (Mass × Hok) × Ogi, Plustiere.

120, 123 aus X A 47 Mass × Ogi dgl.

Fig. 124. Normales Männchen.

Fig. 125, 130. Stark inters. Männchen.

128 aus X A 50 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × Hok.

Die übrigen aus X A 51 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × [(Schnei × Hok) × (Hok × Schnei)].

Tafel VIII.

Kopulationsapparate.

Fig. 131—144. Intersexuelle Weibchen.

- 131 aus X A 48 Mass \times (Ao \times Gif)².
 132 aus X A 59 (Mass \times Hok) \times Ogi.
 133 aus X A 60 (Mass \times Hok) \times Ao.
 134 aus X A 54 (Kum \times Schnei)² \times (Ao \times Gif)².
 135 aus X A 55 (Kum \times Schnei)² \times (Gif I \times Ao)².
 136—138 V A 24 \times 27 Kum \times Ao.
 139, 140 aus V A 21 \times 31 Schnei \times Gif.
 141 aus d. 1912 Rheinl. \times Jap Y.
 142, 144 aus T 14 Schles \times Jap X.
 143 aus V A 35 Fiu \times Gif I.

Fig. 145. Normales Männchen.

Fig. 146—149. Inters. Männchen aus X A 51 [(Fuk \times Schnei) \times (Schnei \times Fuk)] \times [(Schnei \times Hok) \times (Hok \times Schnei)].

Tafel IX.

Gonaden intersexueller Weibchen.

Fig. 150. Stärker vergrößerte Stelle aus einer solchen Gonade die Zerstörung der Eizellen zeigend, mit intensiver Phagocytose.

Fig. 151 zeigt den peripheren Teil der Eiröhren des gleichen Tiers.

Fig. 152. Stärker vergrößerte Stelle aus einer solchen Gonade die Zerstörung der Eizellen zeigend.

Fig. 153. Umbildung von Eiröhren in Hodenfollikel unter starker Degeneration und Phagocytose in einem stark intersexuellen Weibchen aus X A 59 (Mass \times Hok) \times Ogi.Fig. 154. Schnitt durch in Degeneration und Umwandlung zum Hodenfollikel begriffene Eiröhre eines mittelstarkinters. Weibchens aus X A 47 Mass \times Ogi.

Tafel X.

Gonaden intersexueller Weibchen und Männchen.

Fig. 155, 160, 156, 157. Letzte Umwandlungen des Ovars in den Hoden bei Weibchenmännchen aus T 14 Schles \times Jap X.

Fig. 161. Normaler Hoden.

Fig. 158, 159, 162, 163, 164. Hoden stark intersexueller Männchen aus X A 51.

158, 159. Schnitte zur Demonstration des Einwachsens des vas deferens in den Hoden zur Bildung der vier Eileiter.

162. Apyrene Spermienbündel im Hoden.

163. Bildung der Eizellgruppen im gleichen Hoden.

164. Größere Ei- und Nährzellen im gleichen Hoden.

Tafel XI.

Links drei Typen der Flügelfärbung intersexueller Weibchen einer spaltenden Bastardzucht, rechts die entsprechenden Männchentypen der gleichen Zucht Br 2 1912.

Kleinere Mitteilungen.

Die Verwertung der Mendelschen Spaltungsgesetze für die Deutung von Artbastarden.

Von R. Wettstein in Wien.

(Eingegangen am 20. April 1920.)

Die experimentelle Vererbungslehre der letzten Jahrzehnte hat die allgemeine Gültigkeit der sogenannten Mendelschen Spaltungsgesetze — von vorläufig noch nicht ganz geklärten Fällen abgesehen — ergeben und gezeigt, daß bei der mit der Bildung der Sexualzellen der Bastarde verbundenen Reduktionsteilung eine Aufteilung der in den Merkmalen der Organismen zum Ausdruck kommenden Faktoren erfolgt. Die Folge davon ist, daß in der F_2 -Generation eines Bastardes, insbesondere bei größerer Verschiedenheit der Eltern eine große Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auftritt, die zum Teil auch zu Individuen führt, welche den Individuen der Parentalgeneration vollkommen gleichen oder ihnen wenigstens sehr nahe stehen.

Danach ist zu erwarten, daß die Erzielung einer F_2 -Generation bei Bastarden, deren Eltern nicht sicher stehen, unter günstigen Umständen die Möglichkeit gibt, die Herkunft des Bastardes aufzuklären. Ich sage „unter günstigen Umständen“, weil die Voraussetzung zutreffen muß, daß der Bastard die nötige Fertilität besitzt, was bekanntlich nicht immer der Fall ist, und weil es möglich sein muß, eine so große Anzahl von F_2 -Individuen zu erzielen, daß die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Individuen mit Parental-Charakteren vorhanden ist. Wie gering diese Wahrscheinlichkeit bei Speziés-Bastarden im allgemeinen ist, ist bekannt¹⁾.

Wir wissen, daß es eine große Anzahl von Kulturpflanzen gibt, deren hybride Herkunft sicher oder höchstwahrscheinlich ist, deren Stammpflanzen aber keineswegs sicher stehen, ich nenne beispielsweise viele unserer Garten-

¹⁾ Vergl. z. B. Baur, E., Einführung in die exp. Vererbungslehre. 3. u. 4. Auf., S. 242, 1919.

primeln, die Garten-Stiefmütterchen¹⁾, Rosen, *Calceolaria*-, *Sempervivum*-, *Pentstemon*-, *Tulipa*²⁾-Formen usw. Theoretisch ist es zu erwarten, daß in manchen dieser Fälle die Erzielung einer F_2 -Generation Auskunft über die Stammpflanzen geben kann: für die Möglichkeit spricht vielleicht die alte Erfahrung der Gärtner, daß solche Pflanzen hybrider Herkunft aus Samen gezogen, nicht „konstant“ sind, sondern zum Teil „zurückschlagen“.

Wenn ich hier und im folgenden von einer F_2 -Generation spreche, so ist der Ausdruck nur relativ richtig. Es soll damit nur gesagt sein, daß es sich um die nächsten Abkömmlinge eines mit eigenem Pollen befruchteten Bastardes handelt³⁾. Welcher Filialgeneration dieser Bastard selbst angehört, läßt sich natürlich in Anbetracht der Sachlage nicht sagen. Richtiger wäre die Bezeichnung der Generation mit $F_x + 1$.

Für zwei Fälle habe ich die Anwendbarkeit der Methode erprobt und die Ergebnisse, welche sich auf einen der beiden Fälle beziehen, will ich hier kurz mitteilen, da sie bereits unzweideutig vorliegen und weil es sich um einen Fall handelt, der in der botanischen Literatur eine gewisse Rolle spielte⁴⁾. Von einer ausführlichen, insbesondere von Farbenabbildungen begleiteten Veröffentlichung möchte ich — vorläufig wenigstens — in Anbetracht der derzeitigen Publikationsschwierigkeiten absehen. Ich bemerke nur, daß ich die meisten der in den Kulturen aufgetretenen Formen, insbesondere in bezug auf die Blütenfarben, bildlich festgehalten habe.

Meine Untersuchungen betrafen die durch A. Kerner⁵⁾ in bezug auf ihre Herkunft behandelte bunte Gartenaurikel, die auch unter den Namen der „holländischen“, „belgischen“ oder „englischen“ Aurikel bekannte, allgemein verbreitete und in einer großen Anzahl von Rassen kultivierte Zierpflanze. Über die Beschaffenheit und insbesondere über die Mannigfaltigkeit der Pflanze brauche ich hier nichts zu sagen; es genügt ein Hinweis auf die reiche gärtnerische Literatur. Es mag nur in bezug auf die Bezeichnung der Pflanze erwähnt werden, daß der zumeist gebrauchte Name *Primula Auricula* selbstverständlich falsch und irreführend ist, daß der von van Houtte⁶⁾ der Gartenpflanze im Jahre 1869/70 gegebene Name *Pr. intermedia* nicht anwend-

¹⁾ Vergl. Wittrock, V. B., *Viola* Studier II. Acta horti Berg., Bd. 2, Nr. 7, 1895.

²⁾ Vergl. Solms-Laubach, H., *Weizen und Tulpe*, 1899.

³⁾ Vergl. auch Lotsy, J. P. in *Progress. rei bot.*, IV. Bd., S. 381, 1913.

⁴⁾ Der zweite Fall betrifft das oft genannte und in neuerer Zeit insbesondere von Klebs vielfach zu Versuchen benutzte *Sempervivum Funkii*, zu dessen Deutung als hybridogen ich auf Grund des morphologischen Vergleiches kam; die diesbezüglichen Versuche sind noch nicht soweit abgeschlossen, daß ich ihre Ergebnisse veröffentlichen möchte.

⁵⁾ Kerner, A., *Die Geschichte der Aurikel*. Zeitschr. d. D. u. Öster. Alpenver., IV. Bd., 1875.

⁶⁾ *Flore des serres et des jardins*. Tom. XVIII, 1869—70.

bar ist, weil es eine ältere *Pr. intermedia* Sims. (1802) schon gibt¹⁾ und daß ich darum als unzweifelhafte Bezeichnung für die Gartenpflanze den Namen *P. hortensis* einführte²⁾.

Für diese *Pr. hortensis* hat nun A. Kerner in einer sehr bekannt gewordenen Abhandlung³⁾ es sehr wahrscheinlich gemacht, daß sie auf den Bastard zwischen *Pr. Auricula* L. und *Pr. hirsuta* All., die *Primula pubescens* Jacq. zurückgeht. Die Beweisführung Kerners stützte sich im wesentlichen auf die große Ähnlichkeit vieler Exemplare der *Pr. hortensis* mit *Pr. pubescens*, auf den Umstand, daß dieser Bastard seit langer Zeit in den Bauerngärten Tirols als Zierpflanze gezogen wird, daß Clusius, der um das Jahr 1582 die Pflanze an seinen Freund van der Dylft nach Belgien sandte, sie für die Alpen der Umgebung von Innsbruck angab, wo *Primula pubescens* tatsächlich vorkommt (Gschnitztal, Pflerschtal, Senderstal) und wo sie Kerner eingehend an Ort und Stelle studieren konnte.

Seither wurde die Gartenpflanze von Botanikern geradezu als *P. pubescens* bezeichnet. Der Fall schien mir aus zwei Gründen einer erneuten gründlichen Untersuchung wert. Einerseits, weil die Möglichkeit der unveränderten Erhaltung der Pflanze bei Vermehrung durch Samen zweifellos für die Möglichkeit der Entstehung eines neuen Genotypus durch Bastardierung sprechen würde³⁾ und jeder derartige Fall unsere volle Beachtung verdient; andererseits, weil ein oftmaliger Vergleich der kultivierten *Pr. hortensis* mit der *Pr. pubescens* an deren natürlichen Standorten in mir Zweifel an der Richtigkeit der Kernerschen Deutung erweckte. Es gibt zweifellos an den natürlichen Standorten einzelne Exemplare der *P. pubescens*, welche einzelnen Exemplaren der *Pr. hortensis* außerordentlich ähnlich sehen, es fehlen aber der *Pr. pubescens* die dunkelrotbraunen, ja schwarzbraunen, sowie die blauen Farbtöne, die bei *Pr. hortensis* vorkommen. Überdies unterscheidet sich *Pr. hortensis* von *P. pubescens* durch die bedeutende Größe der Korollen, durch die dickere wachsartige Konsistenz der Korollen und die meist reichblütigen Infloreszenzen. Diese Unterschiede sind auch anderen Beobachtern schon aufgefallen, so E. Widmer⁴⁾, und sie waren der Grund, warum insbesondere englische Aurikelzüchter die Beteiligung anderer *Primula*-Arten, so von *Pr. villosa*, *Pr. carniolica* u. a. annehmen zu müssen glaubten.

Im Gegensatz zu der mehr historischen und indirekten Beweisführung Kerners versuchte ich den experimentellen Weg.

Zunächst versuchte ich *Pr. pubescens* durch künstliche Bestäubung der *Pr. Auricula* mit *Pr. hirsuta* und umgekehrt zu erzielen, um bei der Pflanze

¹⁾ Über die systematischen und nomenklatorischen Fragen vergl. Pax, F. und Knuth, R., *Primulaceae* in Engler, A., *Das Pflanzenreich*, IV. Bd., S. 237, 1905.

²⁾ *Handb. d. syst. Bot.*, 1. Aufl., 2. Bd., S. 407, 1908.

³⁾ So von A. Kerner gewertet; vergl. *Pflanzenleben*, II. Bd., 1891.

⁴⁾ Widmer, E., *Die europ. Arten der Gattung Primula*. S. 87, 1891.

das Auftreten der für *Pr. hortensis* charakteristischen, eben erwähnten Merkmale zu konstatieren. Die Versuche wurden schon 1896 im botanische Garten der deutschen Universität in Prag durchgeführt; ich verwendete als Eltern Exemplare der beiden Arten, die von dem durch Kerner bekannt gewordenen Standorte bei Gschnitz in Tirol stammten. Ich erzielte tatsächlich eine ganze Reihe von Exemplaren der *Pr. pubescens*; zwei derselben standen in ihren Eigentümlichkeiten, besonders in der Blütenfarbe, der *Prim. Auricula* sehr nahe; ein Exemplar besaß weiße Blüten, wie solche bei *P. pubescens* auch an den natürlichen Standorten vorkommen¹⁾; die andern Exemplare (ihre Zahl ist mir nicht mehr genau bekannt, sie betrug etwa 20) glichen in der Blütenfarbe vollkommen der Abbildung Kerners im „Pflanzenleben“, zeigten also nicht die bei *Pr. hortensis* so häufig auftretenden Farbentöne. Dies bestärkte mich in meinen Zweifeln an der Richtigkeit der Kernerschen Deutung. Im Jahre 1913 begann ich darum mit den Versuchen, durch Erzielung einer F₂-Generation den Eltern der *Pr. hortensis* auf die Spur zu kommen.

Zum Ausgangspunkte für diese Versuche nahm ich ein Exemplar der *Pr. hortensis* mit nicht gefüllten, normalzähligen Blüten, mit dunkelbraunrot gefärbten Korollenblättern und sattgelbem Korollenschlund, mit drüsigen, und in der Jugend etwas mehligen Laubblättern und mehlig bestäubten Kelchen. Die Blüten wurden mit eigenem Pollen bestäubt und jede Fremdbestäubung ausgeschlossen.

Die Fertilität des Pollens der Ausgangspflanze war relativ groß; es fanden sich durchschnittlich 80% normale Pollenkörner²⁾. Die Zahl der gewonnenen keimfähigen Samen war keine große, was in Anbetracht der immerhin herabgesetzten Fertilität und der bekannten geringen Samenbildung der Primeln bei Selbstbestäubung nicht überraschend war. Ich wiederholte daher den Vorgang bei demselben Exemplare in den Jahren 1914 und 1915.

Im ganzen erzielte ich 75 Pflanzen, von denen 66 heute noch am Leben sind. Die Pflanzen sind im Laufe der letzten Jahre fast durchweg zur Blüte gelangt. Das Ergebnis war folgendes: Die ganze Kollektion machte inbezug auf Blütenfarbe, Behaarung und Bestäubung der Laubblätter den Eindruck der größten Mannigfaltigkeit. Sie erinnerte an die Verhältnisse, die für Abkömmlinge von Speziesbastarden bekannt sind und die beispiels-

¹⁾ Vergl. auch A. Kerner in Dalla Torre, K. und Sarnthein, L., Flora, v. Tirol, IV. Bd., S. 45, 1912.

²⁾ Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß der Pollen von *Pr. hortensis* in bezug auf Fertilität ein sehr verschiedenes Verhalten zeigt; ich konstatiere bei verschiedenen Exemplaren verschiedener Herkunft 24%, 31%, 36%, 42%, 63%, 72%, 80%, 84% fertiler Pollenkörner. Jenčič (Oest. bot. Zeitschr. 1900, S. 83) gab für *Pr. pubescens* 36,11% sterile Pollenkörner an.

weise Baur für seine F_2 -Generation von *Antirrhinum*-Bastarden auf der bekannten Farbentafel¹⁾ dargestellt hat. Alle denkbaren Kombinationen der Färbungen und Behaarungsverhältnisse waren zu konstatieren; auch in nicht geringer Anzahl Exemplare, welche dem Ausgangsindividuum vollkommen glichen. Stark abweichend war ein Exemplar mit weißen, lila-gefleckten Korollen und ein Exemplar mit deutlich blaubraunem Korollensaum. Am interessantesten waren zunächst 3 Exemplare, welche einer der vermuteten Stammarten usw. der *Pr. hirsuta* so vollkommen ähnlich waren, daß sie von Exemplaren der typischen *Pr. hirsuta*, welche in der Nähe kultiviert wurden, nicht unterschieden werden konnten. Bemerkenswert war auch die Tatsache, daß diese Exemplare alljährlich als die ersten aufblühten. Bekanntlich blüht *P. hirsuta* auch am natürlichen Standort wesentlich früher als *P. Auricula* und auch etwas früher als *Pr. pubescens* auf. Das Auftreten von *P. hirsuta*-Formen unter den Individuen der F_2 -Generation war natürlich für die Entscheidung der gestellten Frage von größter Wichtigkeit, da ja nur die rotblühende, an der Bildung der *Pr. hortensis* beteiligte Art fraglich war; an der Beteiligung der *P. Auricula* hat noch niemand gezweifelt. Bis zum Jahre 1920 kam kein Exemplar der F_2 -Generation zur Blüte, das mit Sicherheit als Rückschlagsform zu *Pr. Auricula* hätte gedeutet werden können; heuer erst trieb ein Exemplar einen Blütenstand, das mir schon bisher durch die stark mehlig bestäubten Blätter aufgefallen war. Die Blüten dieses Exemplares waren schön gelb; die ganze Pflanze erinnerte außerordentlich an *Pr. Auricula*; daß doch nicht reine *Auricula* vorlag, ergab insbesondere die mikroskopische Untersuchung der Korolle, welche das Vorhandensein von zerstreuten, Anthocyan enthaltenden Zellen zeigte.

Das Resultat des Versuches war mithin, daß unter den Exemplaren der F_2 -Generation sich Exemplare fanden, welche mit *P. hirsuta* vollständig übereinstimmen und ein Exemplar, welches sich der *Pr. Auricula* sehr stark nähert. Ob die ersterwähnten Exemplare „reine“ *P. hirsuta* sind, wird sich erst aus der Fortsetzung des Versuches, d. h. aus dem Verhalten der von ihnen abgeleiteten Generation ergeben.

Für die Frage der Herkunft der *Primula hortensis* erscheinen mir aber die bisher erzielten Resultate bereits als entscheidend und klar.

Worauf es zurückzuführen ist, daß ich unter einer relativ so kleinen Anzahl von Versuchspflanzen nicht weniger als drei Exemplare erhielt, die mit einer der Stammarten übereinstimmen, weiß ich nicht. Bekanntlich ist dann, wenn bei einer Bastardbildung mehrere selbständig mendelnde Erbinheiten vorliegen, die Zahl der in F_2 möglichen Kombinationen so außerordentlich groß, daß die Wahrscheinlichkeit des Auftretens der den Eltern entsprechenden Kombinationen relativ sehr klein ist. Vielleicht ist das erwähnte Ergebnis auf einen Zufall zurückzuführen, vielleicht aber auch auf

¹⁾ Baur a. a. O. Taf. VI.

eine günstige Erbinheits-Kombination in der Ausgangspflanze, welche — wie schon erwähnt — keine Pflanze der F_1 -Generation, sondern schon ein Abkömmling einer solchen war.

Das Ergebnis meines Versuches stimmt mit den Erfahrungen der gärtnerischen Aurikelzüchter überein. Bekannt ist, daß man bei Vermehrung von Gartenaurikeln ein buntes Gemisch von Formen und Farben erhält, weshalb auch in den Samenkatalogen verlässlicher Firmen nie die Samen von bestimmte Farben aufweisenden Rassen angeboten werden. Größere Sätze bestimmter Spielarten werden auf vegetativem Wege gewonnen. Ebenso ist es auch Züchtern bekannt, daß unter den Abkömmlingen von *Primula hortensis* Pflanzen auftreten, welche den Formen wildwachsender rotblühender Primeln oder der *Pr. Auricula* ähneln. Da es mir in meinem Versuche nicht gelang, ganz reine *Pr. Auricula* zu erzielen, möchte ich erwähnen, daß ich beispielsweise in einem Beete, welches mit Hunderten von Gartenaurikeln bepflanzt war, vor einigen Jahren in einem öffentlichen Garten Wiens zwei Exemplare sah, welche der *Pr. Auricula* vollkommen glichen, daß Vilmorin¹⁾ eine Rasse mit rein gelben Blüten erhielt und daß auch Kerner an natürlichen Standorten Exemplare der *Pr. pubescens* mit ganz schwefelgelben Blüten sah²⁾.

Aus dem Vorstehendem ergibt sich, daß, in Übereinstimmung mit A. Kerner, als Stammpflanze der Gartenaurikel die *Pr. pubescens*, d. i. der Bastard zwischen *Pr. hirsuta* und *Pr. Auricula* anzusehen ist. Nun habe ich schon erwähnt, daß die Gartenaurikel sich von der *Pr. pubescens* in den meisten Fällen durch gewisse quantitative Merkmale unterscheidet (Blütengröße, Blütenzahl, Konsistenz usw.). Dazu kommt, daß es einige Rassen von *Pr. hortensis* gibt, welche durch noch stärkere Abweichungen ausgezeichnet sind, z. B. die mit „gefüllten“ Blüten. Während somit *Pr. hortensis* im allgemeinen auf eine Bastardierung zurückzuführen ist, dürfte den Ausgangspunkt für einzelne der letzterwähnten Formen einer jener Vorgänge gebildet haben, die wir heute als Mutationen zusammenfassen. Ob die die Kulturpflanze auszeichnenden erwähnten quantitativen Merkmale durchweg auf demselben Wege zustande gekommen sind, das möchte ich hier unentschieden lassen und in einem anderen Zusammenhange diskutieren.

Fasse ich die wesentlichen Ergebnisse der vorstehenden Mitteilung zusammen, so ergibt sich:

1. Die Garten-Aurikel (*Primula hortensis*), deren Vermehrungsfähigkeit durch Samen den Gärtnern längst bekannt ist, ergibt bei Selbstbestäubung eine Nachkommenschaft, welche durch Anlagenaufspaltung dieselbe Mannigfaltigkeit aufweist, die von den Abkömmlingen anderer Art-Bastarde bekannt ist.

¹⁾ Vilmorin-Andrieux, Les fleurs d. pleine terre. 5. ed. S. 878 (1909).

²⁾ Kerner a. a. O.

2. Unter diesen Spaltungsprodukten treten Individuen auf, welche mit der wildwachenden *Pr. hirsuta* All. vollständig übereinstimmen, ferner solche, welche der wildwachsenden *Pr. Auricula* L. sehr nahe stehen.
3. Dadurch erscheint die Annahme A. Kernalers, daß *Pr. hortensis* auf *Pr. pubescens* Jacq., den Bastard zwischen den beiden genannten Arten, zurückzuführen ist, vollständig bestätigt.
4. Die den Stammarten gleichenden Aufspaltungs-Kombinationen stimmen mit ihnen nicht nur in morphologischer Hinsicht, sondern auch im ökologischen Verhalten (relative Blütezeit) überein.
5. Mehrere rein gezüchtete Rassen der *Pr. hortensis* sind wahrscheinlich sekundär durch „Mutationen“ entstanden.
6. Die unzweifelhaft vorhandenen quantitativen Unterschiede zwischen *Pr. hortensis* und *Pr. pubescens* bedürfen noch der Aufklärung.

Neue Beobachtungen an *Simosaurus* und ihre Verwertung zur Stammesgeschichte der *Sauropterygier*.

Von Friedrich von Huene in Tübingen.

(Eingegangen am 27. 4. 20.)

Eingehende Untersuchungen an zwei neuen wundervoll erhaltenen und präparierten Schädeln von *Simosaurus* und an vier alten und zum Teil früher schon beschriebenen Schädeln haben interessante Ergebnisse gehabt und mich zu weiterer Umschau unter den *Sauropterygiern* und ihren Verwandten veranlaßt. Da der Druck heutzutage so langsam geht, gebe ich hier kurz das wichtigste wieder.

Das Jugale von *Simosaurus Gaillardoti* aus dem oberen Muschelkalk von Crailsheim ist verschieden dargestellt worden. Ich habe bei vier gut erhaltenen Schädeln übereinstimmend und ebenso bei *Simosaurus Guillemi* aus der Lettenkohle von Hoheneck bei Ludwigsburg feststellen können, daß das Jugale — wie schon von H. v. Meyer dargestellt — ein langes schmales Element ist, das sich von der Orbita der Maxilla folgend bis an deren Hinterende erstreckt und dort die freie Spitze unterhalb dem Postorbitale und Squamosum bildet. Das von Jaekel untersuchte Exemplar eignet sich gerade hierzu nicht, da diese Gegend größtenteils zerstört ist; hätte man nur diesen Schädel, so bliebe man im Zweifel, da er aber in allen gut erhaltenen Teilen ganz mit den übrigen von mir untersuchten übereinstimmt, ist es mindestens sehr unwahrscheinlich, daß der eine in so eigenartiger Weise abweichen sollte.

Zwischen Lacrymale und Palatinum bilden Fortsätze beider Elemente gemeinsam eine dünne hohe Säule, die Schädeldach und Gaumendach gegenseitig verfestigt.

Das Rudiment eines postpalatinalen Gaumendurchbruchs findet sich, von dessen dorsaler Seite Gefäßbahnen nach rückwärts ausstrahlen.

Die Pterygoide bilden eine mediane Verdickung auf der Dorsalseite des Gaumendaches mit zwei nach oben gerichteten lamellenförmig erhöhten Kanten zu doppeltem Ansatz eines nicht knöchernen Medianseptums. Diese medial verdickten Pterygoidränder erstrecken sich dorsal weit über die ventral sichtbare Pterygoidverbreitung hinaus oralwärts bis zum Foramen incisivum, das median in der Mitte der Prämaxillen liegt. Auch die beiden dorsalen Septalkanten des Pterygoides reichen so weit dorsal über das Vomerpaar weg.

Das Quadratum wird in seinem oberen Teil vom Squamosum handschuhartig umfaßt, es reicht im Innern des Squamosum bis in die obere laterale Schädellecke.

Seitlich liegt dem Quadratum vom Squamosum bis an die Gelenkrolle ein schmales deutliches Quadratojugale auf, das der eine Schädel auf beiden Seiten klar zeigt.

Es ist ein Praesphenoid vorhanden, das ein hohes Medianseptum bildet.

Das Prooticum hat ähnliche Gestalt und Lage, wie es von Nothosaurus bekannt ist.

Ein Epipterygoid hat die Spur seiner Basis im Pterygoid hinterlassen.

Sämtliche Nerven- und Gefäßlöcher konnten mit Nothosaurus verglichen werden.

Im Facialschädel der Sauropterygier spielt der median aufsteigende Prämaxillenfortsatz eine wichtige Rolle. Alle Veränderungen im facialis Teil des Schädeldaches sind in Zusammenhang mit ihm zu beurteilen. Bei den jüngeren Gattungen wird er geradezu beherrschend. Bei Simosaurus ist er eigentlich gar nicht vorhanden, das ist wohl in Zusammenhang mit der breiten kurzen Schnauze. Bei Anarosaurus und bei Nothosaurus ist er etwas größer. Aber schon bei Cymatosaurus und bei Eurysaurus des unteren Muschelkalks und bei Pistosaurus des oberen Muschelkalks hat er außerordentliche Größe. Bei den Plesiosauriern wird er enorm und drängt die andern Elemente bei Seite, namentlich wo der Schädel gestreckt ist, so erreicht er z. B. bei Peloneustes die Parietalia. Die Frage, womit das zusammenhängen mag, führt auf die Schnauze und die Funktion des Gebisses, es handelt sich offenbar um die bessere Verankerung des Knochenelementes, das die Greifzähne trägt, je schmaler die Schnauze, desto fester muß jene sein. Unter dem gleichen Gesichtspunkt sind auch die langen Prämaxillenfortsätze der Ichthyosaurier und der Pterosaurier zu beurteilen.

Bei allen Nothosauriden-Gattungen außer Nothosaurus selbst reicht das Jugale von der Orbita rückwärts bis an den lateralen Schädelrand mit einem

freien Ende. Hierdurch und durch das Verhalten der Prämaxillenfortsätze erscheint *Nothosaurus* als mit den parallelen Zweigen nicht genügend Schritt haltend und ist daher wie auf einem toten Geleise festgefahren und nicht mehr weiter entwicklungsfähig. *Simosaurus*, ein Gegenstück zu *Pistosaurus*, ist mit seiner aparten Schädelform selbstverständlich nur ein kurzer steriler Seitenzweig primitiver *Sauropterygier*. Die älteren *Cymatosaurus* und *Eurysaurus* sind noch viel entwicklungsfähiger, lassen auch den Weg zu den *Plesiosauriern* offen.

Das unpaare Foramen incisivum von *Cymatosaurus*, *Simosaurus* und *Pistosaurus* ist homolog dem paarigen der *Nothosaurier* des mittleren Muschelkalks, auch bei ersteren ist zum Teil die paarige Anlage angedeutet. Wahrscheinlich hängt die Öffnung wie bei den Säugetieren mit den paarigen Ausführungskanälen des Jakobsonschen Organs zusammen.

Der Neuralschädel ist viel weniger variabel.

Das Aufsuchen genetischer Beziehungen der *Sauropterygier* zu andern Reptilgruppen ist dadurch erleichtert, daß gerade in den letzten Jahren durch Broom, Haughton und namentlich durch Watson die Kenntnis der besonders in Frage kommenden südafrikanischen Formen wesentlich gefördert worden ist. Die allgemeine Richtung, aus der die *Sauropterygier* herkommen müssen, hat Verfasser schon 1902 gezeigt und das später mehrfach ergänzt. Es ist jetzt klar, daß unter den Theromorphen die *Gorgonopsiden*, die primitiven *Pelycosaurier* und besonders die *Dinocephalen* (inkl. *Deuterosauriern*) verglichen werden müssen. Das Quadratojugale-Rudiment bei *Simosaurus* und das Quadratojugale (entgegen meiner Deutung von 1911) bei *Placochelys* zeigt, daß die *Sauropterygier* von Formen abstammen, bei denen dieses Element vorhanden, also auch das Jugale größer war, zugleich aber auch, daß die *Placodontier* früh von primitiven *Sauropterygiern* abzweigten. Bei den genannten Theromorphen sind beide Elemente normal entwickelt. Die bis vor kurzem mangelhafte Kenntnis der *Dinocephalen* ist neuerdings durch eine spezielle Darstellung Watsons wesentlich ergänzt worden, er zeigt auch überzeugend, daß die russischen *Deuterosaurier* nichts als die dortigen Vertreter der beiden Familien der südafrikanischen *Dinocephalen* sind (Proceed. Zool. Soc. London, 1914, III, S. 749ff). Eine genaue Vergleichung mit den Theromorphen, besonders aber den genannten Ordnungen und unter ihnen vorzüglich der letzteren hat ergeben, daß am Schädel die Hirnkapsel mit ihren Öffnungen, die Schädelbasis, das Hinterhaupt, die Ethmoidregion, die Schläfengegend und am Skelett die Wirbelsäule, somit die konservativsten Skeletteile, weitgehend gleichen Bau wie die *Sauropterygier* zeigen, während die fazialen Schädelteile, Gürtel- und Extremitätenskelett stark abweichen. Damit wird die Möglichkeit einer genetischen deszendenden Verknüpfung der *Sauropterygier* mit irgendwelchen *Dinocephalen* (primitiven kleinen Formen) in greifbarere Nähe gerückt als bisher. Der Weg zwischen beiden Gruppen ist immerhin noch ein weiter;

kleine Dinocephalen sind bisher auch nicht bekannt. Eine gründliche Umprägung der Außenelemente des Skelettes würde zwischen beiden noch nötig sein. Der erste Teil der Vergleichung ergibt, daß die Sauropterygier sich in die verschiedenen Gruppen frühzeitig verzweigen, auch die Plesiosaurier setzen früh an.

Tübingen, den 21. April 1920.

Systematische und genetische Betrachtungen über die Stegocephalen.

Von **Friedrich von Huene** in Tübingen.

(Eingegangen am 27. April 1920.)

Durch Zittel ist die Einteilung der Stegocephalen (sensu lat.) nach der Wirbelform eingeführt worden. Sie hat sich bis in die letzte Zeit durchaus behauptet. Der grundlegende Gedanke hiervon ist entschieden ausgezeichnet und hat ja auch tatsächlich die anderen Einteilungsprinzipien verdrängt. Aber trotz dieser allgemeinen Anerkennung der leitenden Idee in rein systematischer Hinsicht ist sie doch nicht ernst genug genommen worden, denn auf genetischem Gebiet ist sie nicht mit der nötigen Konsequenz angewendet worden. Nachdem Gadow 1896 auf embryologischem Wege die Morphogenie der Wirbel kennen gelehrt hatte, stand der Weg zu ihrer Anwendung auf die Stammesgeschichte offen. Nichtsdestoweniger konnte man bis in allerletzte Zeit auch von kenntnisreichen Paläontologen den Gedanken einer Abstammung der Reptilien resp. der Cotylosaurier von den temnospondylen Stegocephalen ausgesprochen oder angedeutet finden. Verf. hat erstmals 1913 (Abschnitt „Stegocephalen“ im Handwörterbuch für Naturwissenschaften, Bd. 9. S. 503 und 508) darauf aufmerksam gemacht, daß infolge des so verschiedenartigen Aufbaus der Wirbel bei den verschiedenen Zweigen der Stegocephalen und Amphibien und den Reptilien und Säugetieren diese zum großen Teil nicht genetisch aufeinander zurückgeführt werden können, sondern als parallel oder von einer gemeinsamen Stelle divergierend aufgefaßt werden müssen. Diesen damals nur kurz ausgesprochenen Gedanken, dessen weitere Ausführung und volle Anwendung ich mir auf die Sommerferien 1914 aufgespart hatte (die dann durch den Krieg unmöglich gemacht wurde), hat zu meiner großen Freude und Genugtuung O. Abel in seinem 1919 erschienenen Buch „Die Stämme der Wirbeltiere“ aufgegriffen und, so wie er gemeint war, in muster-gültiger Weise ausgeführt. Ich möchte nur vielleicht noch etwas stärker die phylogenetische Bedeutung betonen.

Die sechs verschiedenen Wirbeltypen sind kurz (z. T. mit Abels Worten) folgende:

1. Rhachitom. Aus allen vier Paaren von Elementen aufgebaut (Basiventralia = Hypocentrum: Basidorsalia = Neuralbogen: Interventralia = Intercentrum pleurale: Interdorsalia = Pleurocentrum). Sie bleiben entweder getrennt oder verschmelzen teilweise. Den Hauptanteil haben die Basiventralia. Interventralia klein oder verloren.

2. Embolomer. Basidorsalia + Basiventralia und Interdorsalia + Interventralia bilden je einen gleich großen Wirbel, so daß ein „Doppelwirbel“ entsteht. Die vordere Scheibe bildet den „Hauptwirbel“ mit Neuralbogen und Rippenansatz, die hintere den „Zwischenwirbel“.

3. Stereospondyl. Die Basiventralia bilden die Hauptmasse des Wirbelkörpers und die Basidorsalia den oberen Bogen, Interventralia knorpelig und Interdorsalia verloren.

4. Pseudocentral. Hauptmasse des Wirbelkörpers aus den Basidorsalia gebildet. Basiventralia zurücktretend. Beide andern Elemente knorpelig.

5. Notocentral. Die Hauptmasse des Wirbelkörpers bilden die Interdorsalia, Interventralia mit ihnen verschmolzen oder verdrängt. Basiventralia mit den Basidorsalia verschmolzen oder verdrängt.

6. Gastrocentral. Hauptmasse des Wirbelkörpers von den Interventralia gebildet. Die Basiventralia nehmen nur als Intercentra und Hämapophysen teilweisen Anteil am Wirbelbau. Interdorsalia verloren.

Der embolomere und der stereospondyle Wirbelbau kann als besonderer Fall des rhachitomen, resp. als von ihm ausgehend betrachtet werden. Es bleiben also vier Grundfälle: 1. der rhachitome, 2. der pseudozentrale, 3. der notocentrale, 4. der gastrocentrale. Diese sind faktisch und historisch als die vier ursprünglichsten Radiationen der tetrapoden Wirbeltiere aufzufassen. Sie sind einander völlig gleichwertig und Glieder eines dieser vier Stämme können unmöglich von Gliedern eines der andern abstammend gedacht werden, sondern sie konvergieren rückwärts gegeneinander.

Die phylogenetische Wichtigkeit der Wirbelbildung kann kaum überschätzt werden. Vielleicht habe ich bald Gelegenheit, ausführlicher darauf zurückzukommen.

Die zu den obigen Gruppen gehörigen Tiere gruppieren sich in starker Anlehnung an Abels Ausführungen, jedoch mit einigen Abweichungen wie folgt. Dabei bedeuten die mit römischen Ziffern bezeichneten Gruppen die vier Grundstämme. Die hier aus technisch-praktischen Gründen beibehaltene Klassifizierung in Unterordnungen, Ordnungen, Unterklassen und Klassen ist hier ohne irgendwelche phylogenetische Bedeutung, sondern nur als Hergebrachtes verwendet.

- | | | |
|---|---|--------------------------|
| I. <i>Rhachitomi</i> | | <i>Archegosauridae</i> |
| | | <i>Trimerorhachidae</i> |
| | | <i>Eryopinae</i> |
| | | <i>Trematopsidae</i> |
| | | <i>Dissorophidae</i> |
| | | <i>Aspidosauridae</i> |
| | | <i>Zatrachyidae</i> |
| | | <i>Micropholidae</i> |
| | | <i>Cricotidae</i> |
| <i>Embolomeri</i> | | |
| <i>Stereospondyli</i> | <i>Chauliodontidae</i> | |
| | <i>Labyrinthodontidae</i> | |
| | <i>Plagiosauridae</i> | |
| II. <i>Pseudocentrophori</i> | <i>Nectridae</i> | |
| | <i>Ptyonidae</i> | |
| | <i>Aistopodidae</i> | |
| | | <i>Ophiderpetontidae</i> |
| | | <i>Molgophidae</i> |
| | | <i>Phlegetontidae</i> |
| <i>Phyllospondyli</i> | | <i>Branchiosauridae</i> |
| | | <i>Acanthostomidae</i> |
| <i>Lysorophidae</i> | | |
| <i>Urodela</i> | | |
| <i>Apoda</i> | | |
| III. <i>Anura</i> = <i>Notocentrophori</i> | | |
| IV. (<i>Gastrocentrophori</i>) <i>Microsauria</i> | <i>Hylonomidae</i> | |
| | <i>Microbrachidae</i> | |
| | <i>Cotylosauria</i> und durch sie alle andern <i>Reptilien</i> , die <i>Vögel</i> und die <i>Säugetiere</i> . | |

Der faktische Wert des grundlegenden Wirbelbaues ist deshalb so viel größer als alle auf Schädeldeckknochen, Gürtel- und Extremitätenskelett gegründeten Unterscheidungsmerkmale, weil es sich hier um die ersten Schutzelemente des zuerst angelegten Neutralrohres mit der *Chorda dorsalis* handelt. Es spiegeln sich hierin also die ersten Radiationsneigungen des Wirbeltierstammes. Alle andern phylogenetisch verwertbaren Teilungsprinzipien sind diesem untergeordnet. Hier ist auch in erster Linie die Stelle, von der aus auf die Fische und ihr Verhältnis zu den Tetrapoden geblickt werden könnte; die Extremitäten, mit denen man es schon versucht hat, eignen sich dazu nicht. Nur Tetrapodenformen, die in der Zusammensetzung der Wirbel die Merkmale mehrerer oder aller der vier Hauptstämme vereinigen, können Anspruch erheben, den zu postulierenden primitivsten Wirbeltieren anzugehören, aus denen jene hervorgegangen sind. Das Verhältnis zu den Vertretern dieser Stämme kann ein analoges sein wie das der *Embolomeri* und

der *Stereospondyli* zu den *Rhachitomi*. Man kann solches nur im Karbon oder wahrscheinlich früher erwarten. —

Da bei den gegenwärtigen Zuständen der Druck sehr langsam geht, will ich hier auch kurz über die systematischen Ergebnisse einer in der Presse befindlichen Arbeit über *Gonioglyptus*, einen alttriassischen Stegocephalen aus Indien berichten. Der dort beschriebene Schädel einer neuen Art stammt aus den untersten ammonitenreichen Triaskalken von Chideru in der Salt Range. Im vergleichenden Teil habe ich mich der genaueren Verwandtschaft der Gattungen der Unterordnung *Labyrinthodontidae* zugewandt und bin zu der folgenden Gruppierung gelangt:

1. Fam. *Trematosauridae* fam. nov.
Genus Trematosaurus Braun
Tertrema Wiman
Platystega Wiman
Lyrocephalus Wiman
Aphaneramma A. S. Woodward
Gonioglyptus Huxley
Lonchorhynchus Wiman
?Glyptognathus Lydekker
2. Fam. *Mastodonsauridae* fam. nov.
Mastodonsaurus Jaeger
Labyrinthodon Owen
Diadetognathus Miall
Pachygonia Huxley
3. Fam. *Capitosauridae* fam. nov.
Capitosaurus H. v. Meyer
Cyclotosaurus E. Fraas
4. Fam. *Metoposauridae* fam. nov.
Metopias H. v. Meyer
Anaschisma Branson
Dictyocephalus Leidy
5. Fam. *Rhytidosteidae* fam. nov.
Rhytidosteus Owen

Nur drei unsichere Gattungen bleiben übrig: *Eupelor* gehört vielleicht zur zweiten oder dritten Familie. *Pariostegus* ist wahrscheinlich überhaupt kein Labyrinthodontide. *Hercynosaurus* kann vielleicht zur zweiten Familie gehören. Diese fünf Familien sind unter sich streng gesonderte Gruppen.

Tübingen, den 20. April 1920.

Neue Literatur.

Unter Mitwirkung von

A. Bluhm-Berlin-Lichterfelde, M. Daiber-Zürich, L. Kiebling-
Weihenstephan, H. Rasmuson-Hilleshög, M. J. Sirks-Wageningen,
E. Stehn-Bonn

zusammengestellt von

E. Schiemann-Potsdam, G. Steinmann-Bonn.

(Im Interesse möglicher Vollständigkeit der Literaturlisten richten wir an die Autoren einschlägiger Arbeiten die Bitte, an die Redaktion Sonderdrucke oder Hinweise einzusenden, vor allem von Arbeiten, welche an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht sind.)

I. Lehrbücher, zusammenfassende Darstellungen, Sammelreferate über Vererbungs- und Abstammungslehre. — Arbeiten von mehr theoretischem Inhalt über Vererbung und Artbildung.

Anderson, O., 1914. Nochmals über The elimination of spurious correlation due to position in time or space. *Biometrika*. **10**. S. 269—279.

Andrews, E. F., 1918. Adaptation and natural selection. *Bot. Gaz.* **66**. S. 382.

Baas Becking, L. G. M., 1918. Some numerical proportions in panmictic populations. *Rec. Travaux bot. néerlandais*. **15**. S. 337—365.

Baas Becking, L. G. M., 1919. Over limietverhoudingen in mendelsche populaties. *Genetica*. **1**. S. 443—456. 5 Textf.

Babcock, C. B., 1918. The rôle of factor mutations in evolution. *Am. Naturalist*. **52**. S. 116—128.

Bateson, W., 1916. Root-cuttings, chimaeras and „sports“. *Journ. Genetics*. **6**. S. 75—80.

Bateson, W., 1919. The progress of Mendelism. *Nature*. **104**. S. 214—216.

Baur, E., 1920. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. und 4. neubearbeitete Auflage. gr. 8°. 410 S. 10 farb. Taf. 142 Textf.

Brick, C., 1919. Die Widerstandsfähigkeit gewisser Sorten unserer Kulturpflanzen gegen Parasiten. *Naturw. Wochenschrift N. F.* **18**. S. 391 bis 394.

- Bridges, C. B., 1916. Non disjunction as proof of the chromosome theory of heredity (concluded). *Genetics*. **1**. S. 107—163.
- Bridges, C. B., 1917. An intrinsic difficulty for the variable force hypothesis of crossing over. *Am. Naturalist*. **51**. S. 360—373.
- Bridges, C. B., 1917. Deficiency. *Genetics*. **2**. S. 445—465.
- Brotherton, J. W. and Bartlett, H. H., 1918. Cell measurement as an aid in the analysis of quantitative variation. *Amer. Journ. Bot.* **5**. S. 192 bis 206.
- Caron-Eldingen, v., 1920. Die Grundlagen der Vererbung. *Beitr. Pflanzenzucht*. Heft 5. S. 1—11.
- Castle, W. E., 1919. Is the arrangement of the genes in the chromosome linear? *Proc. nation. Ac. Sc. U. S. A.* **5**. S. 25—32. 2 Textf.
- Cook, O. F., 1919. Evolution through normal diversity. *Journ. Wash. Acad. Sc.* **9**. S. 192—197.
- Coulter, I. M. and M. C., 1919. *Plant genetics*. Chicago Univ. Press. IX u. 214 S. 8°. 40 Textf.
- Delage, Y., 1919. Suggestion sur la nature et les causes de l'hérédité ségrégative (caractères mendéliens) et de l'hérédité agrégative (caractères non mendéliens). *C. R. Ac. Sc. Paris*. **168**. S. 30—36.
- Dembowski, J., 1919. Das Kontinuitätsprinzip und seine Bedeutung in der Biologie. Vortr. und Aufs. üb. Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig, Julius Springer. Heft 21.
- Devrient, E., 1919. *Familienforschung*. 2. verb. Aufl. Aus Natur und Geisteswelt Bd. 350. Berlin-Leipzig, Teubner. 6 Textf.
- Driesch, H., 1919. Der Begriff der organischen Form. *Abhandl. z. theor. Biologie*. Verl. Gebrüder Borntraeger, Berlin. Heft 3. 85 S. 8°.
- Duncker, G., 1919. Joh. Schmidts Rassenuntersuchungen an Fischen. *Biol. Centralbl.* **39**. S. 371—384.
- Dürken, B., 1919. Der Einfluß der Umgebung auf die Zeichnung des Feuersalamanders. *Die Naturw.* **7**. S. 981—983.
- East, E. M., 1918. The rôle of reproduction in evolution. *Am. Naturalist*. **52**. S. 273—289.
- Ekman, S., 1918. Ett förfelat angrepp på Darwinismen. *Populär Naturv. Revy Stockh.* **6**, 1916. S. 1—8.
- Erhard, C., 1919. Die Vererbung in der Pflanzenzucht. *Wiener Landw. Zeitung*. **69**. S. 624.
- Everest, A. E., 1914. A note on Wheldale and Bassett's paper „On a supposed synthesis of anthocyanin. *Journ. Genetics*. **4**. S. 191—192. 1 Textf.
- Everest, A. E., 1915. Recent chemical investigations of the anthocyan pigments and their bearing upon the production of these pigments in plants. *Journ. Genetics*. **4**. S. 361—368.
- Ewart, J. C., 1919. *Telephony*. *Nature*. **104**. S. 216—217.
- Feige, E., 1919. Betrachtungen über einige züchtungsbiologische Probleme. *Dtsch. Landw. Tierzucht*. **23**. S. 87—89.
- Fischer, E., 1919. Die Vererbung der Gesichtszüge (Vortrag, Referat). *Korr.blatt dtsch. Ges. f. Anthr., Ethn. u. Urgeschichte*. S. 23—24.





- Fischer, E.**, 1918. Die Beziehungen zwischen Sexualität und Reproduktion im Pflanzenreich. Mitt. natf. Ges. Bern. 4 S.
- Freundlich, H.**, 1919. Das Auftreten einer Mutation vom Standpunkte der Wahrscheinlichkeit. Die Naturw. 7. S. 632—635.
- Frölich, G.**, 1919. Über Abstammung und Inzucht, an der Hand der wichtigsten Blutlinien des weißen deutschen Edelschweins, Ammerländer Zucht. Dtsch. Landw. Tierzucht. 23. S. 69—71, 76—78, 83—85.
- Fruwirth, C.**, 1919. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, Band III. Die Züchtung von Kartoffel, Erdbirne, Lein, Hanf, Tabak, Hopfen, Buchweizen, Hülsenfrüchten und kleeartigen Kulturpflanzen. 3. gänzl. umgearb. Aufl. Berlin, P. Parey. XII u. 240 S. 45 Textf.
- Gauger, M.**, 1920. Die Mendelschen Zahlenreihen bei Monohybriden im Lichte der Dispersionstheorie. Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 22. S. 145—209.
- Goldschmidt, R.**, 1917. Crossing over ohne Chiasmotypie? Genetics. 2. S. 82—97.
- Goodspeed, T. H. and Clausen, R. E.**, 1918. An apparatus for flower measurement. Univ. Calif. Publ. Bot. 5. S. 435—437. 1 Taf. 1 Textf.
- Haeckel**, 1919. Dem Andenken an Ernst H. Die Naturw. 7. Heft 50.
- Hagem, O.**, 1919. Arvelighetsforskning. En oversigt over nyere resultater. Kristiania, Aschehoug & Co. 317 u. V S. 8°.
- Harris, J. A.**, 1914. On spurious values of intra-class correlation coefficients arising from disorderly differentiation within the classes. Biometrika. 10. S. 412—417.
- Harris, J. A.**, 1917. The correlation between a component and between the sum of two or more components, and the sum of the remaining components of a variable. Quart. Publ. Amer. Statist. Assoc. S. 854—859.
- Heilborn, A.**, 1918. Der Mensch der Urzeit, vier Vorlesungen aus der Entwicklungsgeschichte des Menschengeschlechts. 3. Aufl. (Aus Natur und Geisteswelt. Bd. 62.) Berlin, Teubner.
- Hertwig, O.**, 1918. Das Werden der Organismen. 2. verm. u. verb. Aufl. Jena, G. Fischer. XVIII u. 680 S. gr. 8°. 115 Textf.
- Hofsten, N. v.**, 1919. Ärtflichtetslära. Stockholm, P. A. Norstedt & Söner. VIII + 506 S. 8°, 1 Taf. 190 Textf.
- Holle, H. G.**, 1919. Allgemeine Biologie als Grundlage für Weltanschauung, Lebensführung und Politik. Lehmann, München. 282 S. 8°.
- Houwink, R. Hzn**, 1919. Erfelijkheid. Populaire beschouwingen omtrent het tegenwoordige standpunt der erfelijkheid, verzameld uit theorie en practijk. Assen. Stoomdr. „Floralia“. 62 S. 18 Taf. 16 Textf.
- Huene, F. v.**, 1920. Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 22. S. 209—212.
- Janssens, F. A.**, 1919. A propos de la chiasmotypie et de la théorie de Morgan. C. R. Soc. Biol. 82. S. 914—920.
- Janssens, F. A.**, 1919. Une formule simple exprimant ce qui se passe en réalité lors de la „chiasmotypie“ dans les deux cinèses de maturation. C. R. Soc. Biol. 82. S. 930—934.

- Jeffrey, E. C.**, 1918. Evolution by hybridization. Brooklyn Bot. Gard. Mem. 1. S. 298—305. 1 Taf.
- Jennings, H. S.**, 1918. Mechanism and vitalism. Philos. Rev. 27. S. 577 bis 596.
- Jensen, P.**, 1919. Physiologische Bemerkungen zur Vererbungs- und Entwicklungslehre. Die Naturwissenschaften. 7. S. 519—524.
- Jones, D. F.** 1917. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. Genetics. 2. S. 465—480.
- Johannsen, W.**, 1919. Flogiston, Antiperistasis og Pangenesis. Naturens Verden. 3. S. 241—255, 289—299.
- Hultkrantz, J. V.**, 1919. Om rashygien, dess förntvättningar, mål och medel. Uppsala, J. A. Lindblad. 54 S., 8°. 7 Textf.
- Kammerer, P.**, 1919. Das Gesetz der Serie. Eine Lehre von den Wiederholungen im Lebens- und Weltgeschehen. Stuttgart u. Berlin. Dtsch. Verlagsanstalt.
- Kendall, W. C.**, 1919. What kind of characters distinguish a species from its subdivisions? Journ. Washington Acad. Sc. 9. S. 187—192.
- Knip, H.**, 1919. Die morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verb. Phys.-med. Ges. Würzburg. (18 S. Separ.)
- Kohlbrugge, J. H. F.**, 1919. Der Akademiestreit im Jahre 1830, der niemals enden wird. Biol. Centralbl. 39. S. 489—493.
- Kohlbrugge, J. H. F.**, 1919. De erfelijkheid van verkregen eigenschappen. Genetica. 1. S. 347—386.
- Kølpin Ravn, F.**, 1919. Om Mosaiksygan och beslægtede Plantesygdomme samt disses Betydning for Arvelighedslæren. Nordisk Jordbrugsforskning. 1. S. 10—24.
- Kranichfeld, H.**, 1919. Die breitere gemeinsame Basis. Nat. Wochenschr. N. F. 18. S. 366—370.
- Lange jr., D. de**, 1918. De teegenwoordige stand van het evolutievraagstuk. De nieuwe Tid. 1—24.
- Laughlin, H. H.**, 1918. Modifications of the 9:3:3:1 ratio. Am. Naturalist. 52. S. 353—364.
- Lee, A.**, 1917. Further supplementary tables for determining high correlations from tetrachoric groupings. Biometrika. 11. S. 284—291.
- Luschan, F. v.**, 1918. Zusammenhänge und Konvergenz. Mitt. Anthrop. Ges. Wien. 48.
- Macfarlane, J. M.**, 1918. The causes and course of organic evolution. A study in bioenergetics. New York, Macmillan Co. IX u. 875 S. 4 Taf. 28 Textf.
- Marbe, K.**, 1919. Die Gleichförmigkeit in der Welt. Untersuchungen zur Philosophie und positiven Wissenschaft. 2. Band. München, Beck. IX u. 210 S. 8°.
- Mathews, A. P.**, 1915. Physiological chemistry. New York.
- May, W.**, 1919. Der Akademiestreit zwischen St. Hilaire und Cuvier im Jahre 1830 und seine leitenden Gedanken. Die Naturwissenschaften. 7. S. 497—499.

- Metcalf, M. M.**, 1918. Darwinism and nations. *Anatomical Record*. **14**. S. 1—264.
- Morgan, T. H.**, 1919. The physical basis of genetics. In: Monographs of exper. biology edited by Loeb, J., Morgan, T. H. and Osterhout, W. J. V. Philadelphia and London, Lippincott Co. 305 S, 117 Textf.
- Morgan, T. H. and Bridges, C. B.**, 1919. The construction of chromosome maps. *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Medicine*. **16**. S. 96—97.
- Morgan, T. H., Bridges, C. B. and Sturtevant A. H.**, 1919. Contributions to the Genetics of *Drosophila melanogaster*. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 278. 388 S.
- Melin, D.**, 1918. Några tankar om mimicry och skyddande likhet med stöd ar dipterologiska studier. *Entomologische Tidskrift*. **39**. S. 239—294. 2 Taf.
- Nachtsheim, H.**, 1919. Der Mechanismus der Vererbung. *Naturw. Wochenschrift*. **18**. S. 105—114. 12 Textf.
- Nachtsheim, H.**, 1919. Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren zytologische Grundlage (Sammelreferat). *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **20**. S. 118—158.
- Nachtsheim, H.**, 1920. Crossing-over Theorie oder Reduplikationshypothese? *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **22**. S. 127—141.
- Naef, A.**, 1917. Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Kritische Betrachtungen über das sogen. biogenetische Grundgesetz. Jena, G. Fischer. IV u. 77 S. gr. 8^o.
- Naef, A.**, 1919. Idealistische Morphologie und Phylogenetik (zur Methodik der systematischen Morphologie). Jena, G. Fischer. VI u. 77 S. 8^o. 4 Textf.
- Nilsson-Ehle, H.**, 1919. Institutionen för ärfelighetsforskning vid Åkarp. Nordisk Jordbrugsforskning. **1**. S. 97—103. 1 Textf.
- Osterhout, W. J. V.**, 1918. Endurance of extreme conditions and its relation to the theory of adaptation. *Am. J. Botany*. **5**. S. 507—510. 1 Textf.
- Paton, D. N.**, 1914. The statistical study of dietaries. *Biometrika*. **10**. S. 169—171.
- Pearl, R.**, 1917. The probable error of a difference and the selection problem. *Genetics*. **2**. S. 78—81.
- Pearson, K.**, 1914. The statistical study of dietaries, a rejoinder. *Biometrika*. **10**. S. 172—175.
- Pearson, K.**, 1915. On the probable error of a contingency coefficient. *Biometrika*. **10**. S. 570—573.
- Pearson, K.**, 1916. On some novel properties of partial and multiple correlation coefficients in a universe of manifold characteristics. *Biometrika*. **11**. S. 231—238.
- Pearson, K.**, 1916. On the application of „goodness of fit“ tables to test regression curves and theoretical curves used to describe observational or experimental data. *Biometrika*. **11**. S. 239—261.
- Pearson, K.**, 1917. On the probable error of biserial η . *Biometrika*. **11**. S. 292—302.

- Pearson, K. and Tocher, J. F., 1916. On criteria for the existence of differential deathrates. *Biometrika*. **11**. S. 159—184.
- Peter, K., 1920. Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Eine finale Erklärung embryonaler und verwandter Gebilde und Vorgänge. Berlin, Julius Springer. VI u. 323 S. gr. 8°. 55 Textf.
- Plough, H. H., 1919. Linear arrangement of genes and double crossing over. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **5**. S. 167—168.
- Poll, H., 1919. Versuch und Verwandtschaftskunde (Sitzungsber. der physiol. Ges.). *Die Naturwissenschaften*. **7**. S. 512—513.
- Pringsheim, H., 1919. Die chemische Anpassung der Mikroorganismen. *Die Naturwissenschaften*. **7**. S. 319—322.
- Reichert, E. T., 1914. The differentiation and specificity of starches in relation to genera, species etc. *Publ. Carn. Inst. Washington*. 2 Bd. XVIII u. 900 S. 612 Microphot. 400 Taf.
- Reinke, J., 1918. Bemerkungen über Mannigfaltigkeit und Anpassung. *Flora N. F.* **12**. S. 111—112.
- Reinke, J., 1919. Die schaffende Natur. Mit Bezugnahme auf Schopenhauer und Bergson. Leipzig, Quelle und Meyer. VII u. 153 S.
- Robbins, R. B., 1917. Some applications of mathematics to breeding problems. *Genetics*. **2**. S. 489—504.
- Roberts, H. F., 1919. An early paper on maize crosses. *Am. Naturalist*. **53**. S. 97—108. 2 Textf.
- Schallmeyer, W., 1918. Vererbung und Auslese. 3. durchwegs umgearb. u. verm. Aufl. Jena, G. Fischer. XVI u. 535 S. gr. 8°.
- Schaxel, J., 1919. Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie. Jena, G. Fischer. VII u. 221 S. 8°.
- Schaxel, J., 1920. Ernst Haeckel und die Biologie seiner Zeit. *Naturw. Wochenschrift N. F.* **19**. S. 49—52.
- Schmidt, J., 1919. La valeur de l'individu à titre de générateur apprécié suivant la méthode du croisement diallele. *C. R. Labor. Carlsberg*. **14**. Nr. 6. 34 S.
- Schmidt, J., 1919. Der Zeugungswert des Individuums beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung. Übers. aus dem dän. Manuskript. Jena, G. Fischer. 40 S. gr. 8°.
- Semon, R. †, 1919. Über das Schlagwort „Lamarckismus“. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **22**. S. 51—52.
- Shamel, A. D., 1918. Why navel oranges are seedless. *Journ. Heredity*. **9**. S. 246—249.
- Siemens, H. W., 1919. Über die Bedeutung von Idiokinese und Selektion für die Entstehung der Domestikationsmerkmale. *Zeitschr. f. angew. Anatomie u. Konstitutionslehre*. **4**. S. 278.
- Siemens, H. W., 1919. Über den Erblieblichkeitsbegriff, insbesondere über die Frage, ob Krankheiten vererbt werden können. *Dtsch. mediz. Wochenschr.* **45**. S. 1302—1305.
- Sinnett, E. W., 1918. Isolation and specific change. *Brooklyn bot. Gard. Mem.* **1**. S. 444—447.

- Sirks, M. J.**, 1919. Raszuiverheid en fokzuiverheid. *Genetica*. **1**. S. 539 bis 552.
- Sirks, M. J.**, 1919. Zur Mutationsfrage. *Naturw. Wochenschrift N. F.* **18**. S. 712.
- Smith, K.**, 1916. On the „best“ values of the constants in frequency distributions. *Biometrika*. **11**. S. 262—280.
- Soper, H. E.**, 1914. On the probable error of the bi-serial expression for the correlation coefficient. *Biometrika*. **10**. S. 384—390.
- Soper, H. E., Young, A. W., Cave, B. M., Lee, A. and Pearson, K.**, 1917. On the distribution of the correlation coefficient in small samples. Appendix II to the papers of „Student“ and R. A. Fisher. A cooperative study. *Biometrika*. **11**. S. 328—413. 100 Tab. 5 Taf.
- Stomps, T. J.**, 1919. Over de verschillende toestanden der pangenon. *Werken Genootsch. Bevord. Nat. Genees- en Heelk. Amsterdam*. **2**. IX. S. 245—246.
- Stomps, T. J.**, 1919. Neue Beiträge zur Mutationsfrage. *Naturw. Wochenschr. N. F.* **18**. S. 471—474.
- Study, E.**, 1919. Die Mimikry als Prüfstein phylogenetischer Theorien. *Die Naturwissenschaften*. **7**. S. 371—378, 392—396.
- Study, E.**, 1919. Genetik und Mimikry. *Die Naturwissenschaften*. **7**. S. 761 bis 764.
- Sturtevant, A. H.**, 1917. Crossing over without chiasmotype? *Genetics*. **2**. S. 301—305.
- Sturtevant, A. H., Bridges, C. B. and Morgan, T. H.**, 1919. The spatial relations of genes. *Proc. Nation. Acad. Sc.* **5**. S. 168—173.
- Tammes, T.**, 1919. De leer der erfactoren en hare toepassing op den mensch (Inaugureele rede). Groningen-Den Haag. J. B. Wolters. 24 S.
- Thellung, A.**, 1919. Über Nichtausnutzung des Anpassungsvermögens in der Natur. *Naturw. Wochenschrift N. F.* **18**. S. 30—31.
- Thellung, A.**, 1919. Über geschlechtsbegrenzte Speziesmerkmale. *Naturw. Wochenschrift N. F.* **18**. S. 144.
- Thomson, J. A.**, 1919. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. R. Soc. Edinburgh*. **52**. S. 399—433. 4 Textf.
- Thomson, J. A.**, 1919. *Secrets of animal life*. London, A. Melrose Ltd. VIII u. 324 S.
- Tischler, G.**, 1920. Über die sogenannten „Erbsubstanzen“ und ihre Lokalisation in der Pflanzenzelle. *Biol. Centralbl.* **40**. S. 15—28.
- Ubisch, L. v.**, 1919. Über die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen. *Die Naturwissenschaften*. **7**. S. 750—756.
- Verhandl. Verein. Pflege vergleich. Pathologie aus d. Gesellschaftsjahren 1911/1914** (Separatabdruck a. d. Berl. kl. Wochenschr.), herausgegeben v. geschäftsführ. Vorstand. Band I. Berlin, Schumacher. 1919. 65 S. 8°.
- Vries, H. de**, 1918. The relative age of endemic species. *Science N. S.* **47**. S. 629—630.
- Vries, H. de**, 1919. Über erbliche Ursachen eines frühzeitigen Todes. *Die Naturwissenschaften*. **7**. S. 217—222.

- Vries, H. de, 1919. The present position of the mutation theory. *Nature*. 104. S. 213—214.
- Warren, H. C., 1917. Numerical effects of natural selection acting upon Mendelian characters. *Genetics*. 2. S. 305—313.
- Weatherwax, P., 1918. Variation and varieties of *Zea Mays*. *Proc. Indiana Ac. Sc.* for 1917. S. 99—103.
- Weatherwax, P., 1918. The ancestry of maize — a reply to criticism. *Bull. Torrey Bot. Club*. 46. S. 275—278.
- Wentworth, E. N. and Remick, B. L., 1916. Some breeding properties of the generalized Mendelian population. *Genetics*. 1. S. 608—616.
- Werth, E., 1917. Der tertiäre Mensch (zur Eolithen- und Vormenschenfrage). (Referat eines Vortrags.) *Zeitschr. f. Ethnologie*. 49. S. 204—205.
- Wettstein, F. v., 1919. Vererbungserscheinungen und Systematik bei Haplonten und Diplohaplonten im Pflanzenreich. *Zeitschr. f. ind. Abst.-u. Vererbgs.* 21. S. 233—246. 1 Textf.
- Whitaker, L., 1914. On the Poisson Law of small numbers. *Biometrika*. 10. S. 36—71.
- White, O. E., 1918. Our common garden vegetables, their history and their origin. *Brooklyn Bot. Gard. Leaflets*. Ser. VI. 20 S.
- White, O. E., 1918. Environment, variation and the laws of heredity. *Brooklyn Bot. Gard. Leaflets*. Ser. VI. 16 S. ill.
- White, O. E., 1919. The crossing of flowers. *Brooklyn bot. Gard. leaflets*. Ser. III. 10 S. 8 Textf.
- White, O. E., 1919. The origin and history of our more common cultivated fruits. *Brooklyn Bot. Gard. Leaflets*. Ser. IV. 12 S.
- Willis, J. C., 1918. The age and area hypothesis. *Science N. S.* 47. S. 626—628.
- Young, A. W. and Pearson, K., 1916. On the probable error of a coefficient of contingency without approximation. *Biometrika*. 11. S. 215 bis 230.

II. Experimentelle Arbeiten und Beobachtungen über Vererbung, Bastardierung, Variabilität und Artbildung.

a) Pflanzen.

- Allard, H. A., 1919. Some studies in blossom color inheritance in tobacco, with special reference to *N. sylvestris* and *N. Tabacum*. *Am. Naturalist*. 53. S. 79—84.
- Allard, H. A., 1919. Gigantism in *Nicotiana Tabacum* and its alternative inheritance. *Am. Naturalist*. 53. S. 218—233.
- Allard, H. A., 1919. The mendelian behavior of aurea character in a cross between two varieties of *Nicotiana rustica*. *Am. Naturalist*. 53. S. 234—238.
- Arny, A. C. and Garber, R. J., 1918. Variation and correlation in wheat, with special reference to weight of seed planted. *Journ. agric. research*. 14. S. 359—392.

- Atkinson, G. F., 1917. Quadruple hybrids in the F_1 generation from *Oenothera nutans* and *Oe. pycnocarpa*, with the F_2 generations and back- and inter-crosses. *Genetics*. **2**. S. 213—259.
- Atkinson, G. F., 1918. Twin hybrids from crosses of *Oenothera Lamarckiana* and *Franciscana* with *Oe. pycnocarpa*, in the F_1 and F_2 . *Proc. am. philos. Soc.* **57**. S. 130—143. 4 Taf.
- Bach, S., 1919. Zur näheren Kenntnis der Faktoren der Anthozyanbildung bei *Pisum*. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*. **7**. S. 64—66.
- Bach, S., 1919. Noch ein Bastardierungsversuch *Pisum* \times *Faba*. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*. **7**. S. 73—74.
- Backhouse, W. O., 1918. The inheritance of glume length in *Triticum polonicum*. A case of zygotic inhibition. *Journ. Genetics*. **7**. S. 125 bis 133. Mit Kurven.
- Barker, E. E., 1917. Heredity studies in the morning glory (*Ipomoea purpurea* [L.] Roth). *Bull. Cornell agr. Exp. Stat.* Nr. 392. 38 S. 3 Taf.
- Bateson, W., 1916. Root-cuttings, chimaeras and „sports“. *Journ. Genetics*. **6**. S. 75—80.
- Bateson, W. and Sutton, J., 1919. Double flowers and sex-linkage in *Begonia*. *Journ. Genetics*. **8**. S. 199—207. 1 Taf.
- Beauverd, M., 1918. Un érable hybride inédit (\times *Acer Guyoti* Beauverd). *Bull. Soc. bot. Genève*. **2**, X. S. 11.
- Bisset P., 1918. Prolifcation in a double-flowered form of *Calendula officinalis*. *Journ. Heredity*. **9**. S. 323—325.
- Blakeslee, A. F., 1918. Unlike reaction of different individuals to fragrance in *Verbena* flowers. *Science* **2**. **48**. S. 298—299.
- Blaringhem, M. L., 1919. Variations florales chez la Grande Marguerite (*Leucanthemum vulgare* Lamarck). *C. R. Ac. Sc. Paris*. **169**. S. 193 bis 195.
- Blaringhem, M. L., 1919. A propos de l'hérédité des fascies de *Capsella Viguieri*. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **169**. S. 298—300.
- Blaringhem, M. L., 1919. Vigueur végétative, compensatrice de la stérilité, chez les hybrides d'espèces de *Digitales* (*Digitalis purpurea* L.; *D. lutea* L.). *C. R. Ac. Sc. Paris*. **169**. S. 481—483.
- Blaringhem, L., 1919. Polymorphisme et fécondité du *Lin d'Autriche*. *C. R. Soc. Biol.* **82**. S. 756—768.
- Boresch, K., 1919. Über die Einwirkung farbigen Lichts auf die Färbung der Cyanophyceen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **37**. S. 25—39.
- Brotherton, W. and Bartlett, H. H., 1918. Cell-measurement as an aid in the analysis of quantitative variation. *Am. J. Botany*. **5**. S. 192—206.
- Buchholz, J. T., 1919. Studies concerning the evolutionary status of polycotyledony. *Am. J. Botany*. **6**. S. 106—119.
- Bygdén, A., 1918. Jämte bilaga bestämningar av aciditet och sockerhalt i vattenextrakt av vetesorter med olika resistens mot gulrost. Meddelande Centralanstalten f. försöckväs. jordbruksområdet *Bot. afd. No. 16*. No. 192. S. 20—25.
- Cobb, F. and Bartlett, H. H., 1919. A mendelian inheritance in crosses between mass-mutating and non-mass-mutating strains of *Oenothera pratincola*. *Journ. Washington Acad. Sc.* **9**. S. 462—483.

- Cockerell, T. D. A., 1919. Hybrid perennial sunflowers. Bot. Gaz. **67**. S. 264—266.
- Cockerell, T. D. A., 1919. The varieties of *Helianthus tuberosus*. Am. Naturalist. **53**. S. 188—192. 2 Textf.
- Collins, E. J., Camb, P. A. and Lond, B. Sc., 1919. Sex segregation in the Bryophyta. Journ. Genetics. **8**. S. 139—146. 1 Taf.
- Collins, G. N., 1918. Tropical varieties of maize. Journ. Heredity. **9**. S. 147—154. 3 Textf.
- Collins, G. N., 1919. Intolerance of maize to selffertilization. Journ. Washington Acad. Sc. **9**. S. 309—312.
- Correns, C., 1919. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. *Capsella Bursa pastoris albobariabilis* und *chlorina*. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin. Heft 34. S. 585—610.
- Correns, C., 1919. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. II. Vier neue Typen bunter Periklinalchimären. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin. Heft 44. S. 820—857.
- Coutinho, A. P., 1918. Une nouvelle variété du ricin. Bull. Soc. portugaise Sc. nat. **8**. S. 82—83.
- Cunningham, B., 1918. Cross-conjugation in *Spirogyra Weberi*. Bot. Gaz. **66**. S. 272—273. 1 Textf.
- Dahlgren, K. V. O., 1919. Erblchkeitsversuche mit einer dekandrischen *Capsella Bursa Pastoris* (L.). Svensk Bot. Tidskrift. **13**. S. 48—60. 2 Textf.
- Daniel, L., 1919. Sur la stabilité et l'hérédité des *Crataegomespilus* et des *Pirocydonia*. C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 513—515.
- Danysz, M. J., 1919. La vie d'un microbe, individu et espèce. C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 104—106.
- Davis, B. M., 1918. The segregation of *Oenothera brevistylis* from crosses with *Oenothera Lamarckiana*. Genetics. **3**. S. 501—534.
- Donald, F., 1917. Crossing of tomatoes in the United States. Am. Naturalist. **51**. S. 608—621.
- East, E. M., 1918. Intercrosses between self-sterile plants. Brooklyn Bot. Gard. Mem. **1**. S. 141—153.
- East, E. M. and Park, J. B., 1917. Studies on self-sterility I. The behavior of self-sterile plants. Genetics. **2**. S. 505—609.
- Emerson, R. A., 1917. Genetical studies of variegated pericarp in maize. Genetics. **2**. S. 1—35. 4 Textf.
- Euler, K., 1919. Ein bemerkenswerter Fall von Knollen-Farbabänderung der Kartoffel. Deutsch. Landw. Presse. S. 161—162.
- Fernald, M. L., 1918. An intergeneric hybrid in the Cyperaceae. Rhodora. **20**. S. 190—191. 1 Taf.
- Freeman, G. F., 1919. Heredity of quantitative characters in wheat. Genetics. **4**. S. 1—93.
- Fruwirth, C., 1919. Zum Verhalten der Bastardierung spontaner Variationen mit der Ausgangsform. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 66—73. 2 Textf.

- Gassner, G., 1919. Untersuchungen über die Sortenempfänglichkeit von Getreidepflanzen gegen Rostpilze. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde. II. Abt. 49. S. 185—243.
- Goetz, E., 1919. Tabakanbauversuche. Badisches Wochenblatt. S. 67—69.
- Goodspeed, J. H. and Clauson, R. E., 1915. Variation of flower size in *Nicotiana*. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington. 1. S. 233—313.
- Goodspeed, J. H. and Clauson, R. E., 1915. Parthenocarpy and Parthenogenesis in *Nicotiana*. Proc. Nat. Sc. Washington. 1. S. 341—353.
- Graevenitz, L. v., 1919. Ein merkwürdiges Resultat bei Inzuchtversuchen. Vorl. Mitt. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 21. S. 169—173.
- Halsted, B. D., 1919. Possible correlations concerning position of seeds in the pod. Bot. Gaz. 67. S. 243—250.
- Hagem, O., 1919. Einige F_2 - und F_3 -Generationen bei dem Bastard *Medicago sativa* \times *M. falcata*. Nyt Magazin f. Naturvidenskaberne. S. 149 bis 165.
- Harper, R. A., 1918. Organization, reproduction and inheritance in *Pediastrum*. Proc. amer. phil. Soc. 57. S. 375—439. 2 Taf. 35 Textf.
- Harris, J. A., 1917. On the distribution of abnormalities in the inflorescence in *Spiraea Vanhouttei*. Am. J. Botany. 10. S. 624—636.
- Harris, J. A., 1917. Further studies on the relationship between bilateral asymmetry and fertility and fecundity in the unilocular fruit. Genetics. 2. S. 186—204.
- Harris, J. A., 1917. On the application of Pearson's biserial r to the problem of asymmetry and fertility in the unilocular fruit. Genetics. 2. S. 205—212.
- Harris, J. A., 1917. Supplementary determinations of the relationship between the number of ovules per pod and fertility in *Phaseolus*. Genetics. 2. S. 284—290.
- Harris, J. A., 1918. Further studies on the interrelationship of morphological and physiological characters in seedlings of *Phaseolus*. Brooklyn Bot. Gard. Mem. 1. S. 167—174.
- Harris, J. A., 1918. The interrelationship of the number of stamens and pistils in the flowers of *Ficaria*. Biol. Bull. 34. S. 7—17.
- Hayes, H. K., 1918. Natural crossing in wheat. Journ. Heredity. 9. S. 326 bis 330, 334. 2 Textf.
- Hayes, H. K., 1917. Inheritance of a mosaic pericarp color of maize. Genetics. 2. S. 260—283.
- Hector, G., 1916. Observation on the inheritance of anthocyan pigments in paddy varieties. Mem. Dep. Agric. India Bot. 8. S. 89—101.
- Heinricher, E., 1919. Ein Versuch Samen, allenfalls Pflanzen, aus der Kreuzung einer Laubholzmistel mit der Tannenmistel zu gewinnen. Ber. dtsh. bot. Ges. 37. S. 392—399.
- Henning, A. E., 1919. Anteckningar om gulrosten (*Puccinia glumarum*). Meddelande Centralanstalten för försöksväs. jordbruksområdet. Bot. avd. No. 16. No. 192. S. 1—20.
- Hessing, J., 1919. Mitteilungen bezüglich der Variabilität einiger Grasarten. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 7. S. 53—57.

- Hill, A. W., 1918. The history of *Primula malacoides*, Franchet, under cultivation. *Journ. Genetics*. **7**. S. 193—198. 2 Taf. 1 Textf.
- Hodgson, R. W., 1918. An interesting bud sport in the Washington navel orange. *Journ. Heredity*. **9**. S. 301—303. 1 Textf.
- Ikeno, S., 1917. Variegation in *Plantago*. *Genetics*. **2**. S. 390—416.
- Ikeno, S., 1917. Studies on the hybrids of *Capsicum annuum* Part II. On some variegated races. *Journ. Genetics*. **6**. S. 201.
- Ikeno, S., 1917. A note to my paper on some variegated races of *Capsicum annuum*. *Journ. Genetics*. **6**. S. 315.
- Jones, D. F., 1916. Natural cross-pollination in the tomato. *Science N. S.* **48**. S. 509—510.
- Jones, D. F., 1917. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics*. **2**. S. 466—479.
- Jones, D. F., 1918. Segregation of susceptibility to parasitism in maize. *Am. J. Botany*. **5**. S. 295—300.
- Jones, D. F., 1918. The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. *Bull. Connect. agr. Exp. Stat.* Nr. 207. 95 S. 12 Taf. 3 Textf.
- Jones, D. F., 1918. Bearing of heterosis upon double fertilization. *Bot. Gaz.* **65**. S. 324—333.
- Jones, D. F. and Gallastegnie, C. A., 1919. Some factor relations in maize with reference to linkage. *Am. Naturalist*. **53**. S. 239—246.
- Jørgensen, E., 1917/18. *Ajuga pyramidalis* \times *reptans*. Bergens Museums Aarbok 1. Hefte Naturw. Raekke No. 5. S. 1—4.
- Kajanus, B., 1919. Über eine konstant gelbbunte *Pisum*-Rasse. *Bot. Notiser*. S. 83—84.
- Kajanus, B., 1919. Genetische *Papaver*-Notizen. *Bot. Notiser*. S. 99—102.
- Kajanus, B., 1919. Genetische Studien über die Blüten von *Papaver somniferum* L. *Arkiv för Botanik*. **15**. No. 18. S. 1—88. 3 Textf.
- Kajanus, B. und Berg, S. O., 1919. *Pisum*-Kreuzungen. *Arkiv för Botanik*. **15**. No. 19. S. 1—18.
- Kearney, T. H. and Wells, W. G., 1918. A study of hybrids in Egyptian Cotton. *Am. Naturalist*. **52**. S. 491—506. 3 Textf.
- Kempton, J. H., 1919. Inheritance of spotted aleurone color in hybrids of Chinese maize. *Genetics*. **4**. S. 261—274.
- Kirchner, O. v., 1916. Untersuchungen über die Empfänglichkeit unserer Getreide für Brand- und Rostkrankheiten. *Fühl. Landw. Ztg.* **65**. Heft. 1—4.
- Kirchner, O. v., 1916. Über die verschiedene Empfänglichkeit der Weizenarten für die Steinbrandkrankheit. *Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten*. **16**. S. 17—25.
- Kniep, H., 1919. Untersuchungen über den Antherenbrand (*Ustilago violacea* Pers.). Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. *Zeitschr. f. Botanik*. **11**. S. 257—284.
- Küster, E., 1919. Über weißbrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. *Biol. Centralbl.* **39**. S. 212—251. 27 Textf.

- Küster, E.**, 1919. Über sektoriale Panaschierung und andere Formen der sektorialen Differenzierung. Monatshefte f. d. nat. Unterricht. **12**. S. 37—43, 73—84.
- Küster, E.**, 1919. Beiträge zur Kenntnis der panaschierten Laubgehölze. Mitteil. dtsh. dendrol. Ges. S. 85—88.
- Lehmann, E.**, 1919. Über die keimfördernde Wirkung von Nitrat auf lichtgehemmte Samen von *Veronica Tournefortii*. Zeitschr. f. Botanik. **11**. S. 161—179.
- Lehmann, E.**, 1918. Über reziproke Bastarde zwischen *Epilobium roseum* und *parviflorum*. Zeitschr. f. Botanik. **10**. S. 497—511. 7 Textf.
- Lehmann, E.**, 1919. Weitere *Epilobium*-Kreuzungen. Ber. dtsh. bot. Ges. **37**. S. 347—358. 6 Textf.
- Lindhard, E. u. Iversen, K.**, 1919. Vererbung von roten und gelben Farbenmerkmalen bei Beta-Rüben. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 1—18.
- Lindstrom, E. W.**, 1918. Chlorophyll inheritance in maize. Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. S. 13.
- Lloyd, F. E.**, 1917. The origination of ascidia under quasi-experimental conditions. Transact. R. Soc. Canada. **3** XI. S. 71—84. III.
- Lotsy, J. P.**, 1919. Cucurbita-strijdvragen. De soort quaestie. Het gedrag na kruising. Parthenogenese? I. Historisch overzicht. Genetica. **1** S. 497—532.
- Love, H. H. and Craig, W. T.**, 1918. The relation between color and other characters in certain *Avena* crosses. Am. Naturalist. **52**. S. 369—383.
- Love, H. H. and McRostie, G. P.**, 1919. The inheritance of hull-lessness in oat hybrids. Am. Naturalist. **53**. S. 5—32.
- Lundegårdh, H.**, 1918 u. 1919. Ekologiska och fysiologiska studier på Hallands Väderö. I och II. With english summary. Bot. Notiser. 1918 S. 265 bis 286. 1919 S. 1—39.
- MacRostie, G. O.**, 1919. Inheritance of anthracnose resistance as indicated by a cross between a resistant and a susceptible bean. Phytopathology. **9**.
- Malinowski, E.**, 1916. On the appearance of new forms in the posterity of 'hybrids of *Nicotiana atropurpurea* × *N. silvestris* (poln. u. engl.). C. R. Soc. Sciences Varsovie. **9**. S. 827—864. 2 Taf. 13 Textf.
- Mandekie, V.**, 1918. Vererbung einiger Eigenschaften beim Mais (tschech.). Gospodarska smotra. **5—8**.
- Mendiola, N. B.**, 1919. Variation and selection within clonal lines of *Lemna minor*. Genetics. **4**. S. 151—183.
- Meunissier, A.**, 1918. Expériences génétiques faites à Verrières. Bull. soc. nation. acclimat. France. S. 1—31.
- Meyer, C. J. und Zimmermann, W.**, 1918. *Epipactis* (*Cephalanthera*) *Mayeri* W. Zim. (= *Epipactis alba* × *rubra*). Mitt. bayr. bot. Ges. **3**. S. 463 bis 466. 1 Textf.
- Neethling, J. H.**, 1918. A preliminary note on dwarfs appearing in gluyas early (wheat) hybrids. South. Afric. Journ. Science. **14**. S. 540—547.
- Ness, H.**, 1918. Hybrids of the live oak and overcup oak. Journ. Heredity. **9**. S. 263—268. 3 Textf.

- Nicolas, G., 1919. Constance d'une anomalie chez un *Ophrys* par multiplication végétative. Bull. Soc. Hist. nat. Afrique Nord. **10**. S. 87—88.
- Oberstein, O., 1919. Über das Vorkommen echter Knospenvariationen bei pommerschen und anderen Kartoffelsorten. Dtsch. Landw. Presse. **46**. S. 560—561. 1 Textf.
- Orban, G., 1919. Untersuchungen über die Sexualität von *Phykomyces nitens*. Beih. bot. Centralbl. I. Abt. **36**. S. 1—59. 2 Taf. 20 Textf.
- Pleijel, C., 1918. *Valeriana excelsa* Poir. \times *officinalis* L., nova hybrida. Bot. Notiser. S. 295—296. 3 Textf.
- Punnett, R. C., 1918. On the origin of a mutation in the sweetpea. Journ. Genetics. **8**. S. 27—31. 1 Textf.
- Rasmuson, H., 1919. Zur Frage von der Entstehungsweise der roten Zuckerrüben. Bot. Notiser. S. 169—180. 2 Textf.
- Rasmuson, H., 1919. Genetische Untersuchungen in der Gattung *Godetia*. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**. S. 392—399.
- Raunkiaer, C., 1918. Über die verhältnismäßige Anzahl männlicher und weiblicher Individuen bei *Rumex thyrsiflorus* Fingerh. Biol. Medded. kgl. dansk. Vid. Selsk. X I. S. 17.
- Rayner, M. C., 1918. Notes on the genetics of *Teucrium Scorodonia crispum* (Stanfield). Journ. Genetics. **7**. S. 183—186. 1 Taf.
- Reed, H. S., 1919. Growth and variability in *Helianthus*. Am. J. Botany. **6**. S. 252—271. 3 Textf.
- Remlinger, P., 1919. Contribution à l'étude de l'immunité héréditaire contre la rage. C. R. Soc. Biol. **82**. S. 142—144.
- Renner, O., 1919. Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. Zeitschr. f. Botanik. **11**. S. 305—380. 1 Taf. 39 Textf.
- Richardson, C. W., 1918. A further note on the genetics of *Fragaria*. Journ. Genetics. **7**. S. 167—170.
- Richet, Ch. et Cardot, H., 1919. Mutations brusques dans la formation d'une nouvelle race microbienne. C. R. Acad. Sc. Paris. **168**. S. 657 bis 662. 2 Textf.
- Rosendahl, C. O., 1919. Variations in the flowers of *Erythronium propullans* Gray. Torrey. **19**. S. 43—47. 3 Textf.
- Salisbury, E. J., 1920. Variation in *Anemone apennina* L. and *Clematis vitalba* L. with special reference to trimery and abortion. Ann. Botany. **34**. S. 107—116.
- Schade, H. J. M., 1919. Kunnen proefondervindelijke mutaties worden opgewekt bij bacteriën? Nederlandsch Tijdschr. voor Geneeskunde. 1919. 2^e Heft. S. 811—814.
- Schaffner, J. H., 1918. The expression of sexual dimorphism in heterosporous sporophytes. Ohio Journ. Sc. **18**. S. 101—125.
- Schwerin, F., Grf. v., 1919. Ursachen des Ausartens der nichtkonstanten buntblättrigen Gehölze. Mitt. dtsch. dendrol. Ges. S. 172.
- Shamel, A. D., 1918. Some variable ears of dent corn. Journ. Heredity. **9**. S. 29—32. 4 Textf.

- Shamel, A. D.**, 1918. A dry blood orange strain. *Journ. Heredity*. **9**. S. 174 bis 177. 2 Textf.
- Shamel, A. D.**, 1918. Striking orange bud variations. *Journ. Heredity*. **9**. S. 189—191. 2 Textf.
- Shamel, A. D.**, 1919. Bud variations in dahlias. *Journ. Heredity*. **9**. S. 362 bis 364. 2 Textf.
- Shamel, A. D. and Pomeroy, C. S.**, 1918. A fruiting orange thorn. *Journ. Heredity*. **9**. S. 315—318.
- Shull, G. H.**, 1918. The duplication of a leaf-lobe factor in the shepherd's purse. *Brooklyn bot. Gard. Mem.* **1**. S. 427—443. 4 Textf.
- Simpson, J. J.**, 1914. Contribution to a statistical study of the Cruciferae. Variation in the flowers of *Lepidium draba* Linn. *Biometrika*. **10**. S. 215—268. 11 Taf.
- Sirks, J. M. en Bijhouwer, J.**, 1919. Onderzoekingen over de eenheid der Linneaanse soort *Chrysanthemum Leucanthemum* L. *Genetica*. **1**. S. 401—442. 2 Textf.
- Sô, M. and Imai, Y.**, 1918. On the Xenia in the barley. *Bot. Mag. Tokyo*. **32**. S. 205—214.
- Sô, M., Imai, Y. and Terasawa, Y.**, 1919. On the non-Mendelian inheritance of *Raphanus sativa* (japanese). *Bot. Mag. Tokyo*. **33**. S. (21) —(30).
- Sperlich, A.**, 1919. Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor. Auf Grund von Untersuchungen über die Keimungsenergie, Rhythmus und Variabilität in reinen Linien von *Alectorolophus hirsutus* All. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. Abt. I*. **128**. S. 1—97. 4 Textf.
- Stout, A. B.**, 1919. Bud variation. *Proc. nat. Acad. Sc.* **5**. S. 130—134.
- Sutton, J.**, 1918. Report on tests of self-sterility in plum, cherries, and apples at the John Innes horticultural Institution. *Journ. Genetics*. **7**. S. 281—300. 1 Taf.
- Thompson, W. P.**, 1918. The inheritance of the length of flowering and ripening periods in wheat. *Trans. R. Soc. Canada*. **3**, XII. S. 69—87.
- Tjebbes, K. en Kooiman, H. N.**, 1919. Erfelijkeidsonderzoekingen bij boonen I en II. *Genetica*. **1**. S. 323—346.
- Tjebbes, K. en Kooiman, H. N.**, 1919. Erfelijkeidsonderzoekingen bij boonen. III. Albinisme. *Genetica*. **1**. S. 533—538. 1 Taf. 3 Textf.
- Trabut, L.**, 1919. Observations sur la descendance de *Citrus* hybrides. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*. **10**. S. 89.
- Transeau, E. N.**, 1919. Hybrids among species of *Spirogyra*. *Am. Naturalist*. **53**. S. 109—119. 7 Textf.
- Tschermak, E. v.**, 1919. Die Xenienfrage bei den Bohnen. *Prakt. Ratgeber. f. Obst- u. Gartenbau*. **34**. S. 196—197. 5 Textf.
- Tschermack, E.**, 1919. Über *Primula-Bastarde*. *Verh. zool. bot. Ges. Wien*. **69**. S. (100).
- Tschermack, E. v.**, 1919. Bastardierungsversuche mit der grünsamigen *Chevrier-Bohne*. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*. **7**. S. 57—61.

- Tschermack, E.**, 1919. Beobachtungen über anscheinende vegetative Spaltungen an Bastarden und über anscheinende Spätspaltungen von Bastardnachkommen, speziell Auftreten von Pigmentierungen an sonst pigmentlosen Deszendenten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **21**. S. 216 bis 232.
- Vestergaard, H. A. B.**, 1919. Jagttagelser vedsprande Arvelighedsforhold hos Lupin, Hvede og Byg. Tidsskrift for Planteavl. **26**. S. 491—510.
- Vries, H. de**, 1918. Twin hybrids of *Oenothera Hookeri* T. and G. Genetics. **3**. S. 397—421.
- Vries, H. de**, 1919. *Oenothera Lamarekiana* mut. simplex. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**. S. 65—73.
- Vries, H. de**, 1919. *Oenothera rubrinervis*, a half mutant. Bot. Gaz. **67**. S. 1—26.
- Warren, E.**, 1917. A preliminary report on some breeding experiments with foxglove. Biometrika. **11**. S. 303—327.
- White, O. E.**, 1918. Inheritance studies in castor beans. Brooklyn Bot. Garden Mem. **1**. S. 513—521.
- White, O. E.**, 1918. Breeding new castor beans. Journ. Heredity. **9**. S. 195 bis 200. 5 Textf.
- White, O. E.**, 1919. The history of *Nicotiana* II. An account of the heredity and environment of a family of tobacco plants. Brooklyn Bot. Garden leaflets. Series II. 8 S.
- Wille, N.**, 1918. Über die Variabilität bei der Gattung *Scenedesmus*. Nyt. Magazin f. Naturvidensk. **56**. Algolog. Notizen XXV—XXIX. S. 1—22. 1 Taf. 63 Textf.
- Winge, Ö.**, 1919. On the non-Mendelian inheritance in variegated plants. Trav. Labor. Carlsberg. **14**. S. 1—21.
- Wisselingh, C. van**, 1920. Über Variabilität und Erbllichkeit. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **22**. S. 65—126. 10 Textf.
- Witte, H.**, 1919. Über weibliche Sterilität beim Timotheegrass (*Phleum Pratense* L.) und ihre Erbllichkeit. Svensk Botanisk Tidskrift. **13**. S. 32 bis 42. 2 Textf.
- Witte, H.**, 1919. Sjärfbefrukningens inverken på afkommans utveckling hos timotejen (*Phleum pratense* L.). Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **29**. S. 86—90. 1 Textf.
- Wolk, P. C. v. d.**, 1919. Onderzoekingen over blijvende modificaties en hun betrekking tot mutaties. Cultura. **31**. S. 82—105. 1 Taf.
- Zimmermann, W.**, 1919. *Epipactis* (*Cephalanthera*) *alba* × *longifolia*. Allg. bot. Ztschr. **23**. S. 42—43.

b) Tiere.

- Ackert, J. E.**, 1916. On the effect of selection in *Paramecium*. Genetics. **1**. S. 387—407.
- Arens**, 1919. Bastardierungsversuche bei Salmoniden. Allg. Fischereizeitung. S. 120—121.

- Armbruster, L.**, 1919. Meßbare phänotypische und genotypische Instinktveränderungen. Bienen- und Wespengehirne, neu verglichen und als Maß benutzt in Fragen der Stammes- und Staatengeschichte sowie Vererbung und Genogenese. Arch. Bienenkunde. **1**. S. 1—40. 3 Taf. 9 Textf.
- Bellamy, A. W.**, 1917. Studies of inheritance and evolution in Orthoptera IV. Journ. Genetics. **6**. S. 55—70. 1 Taf.
- Bischoff, H.**, 1919. Über einen Fall von scheinbarem lateralem Gynandromorphismus bei *Perincura rubra*. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. S. 70—71.
- Bouvier, E. L. et d'Emmerez de Charmoy**, 1919. Mutation d'un Caridine en Ortmannie et observations générales sur les mutations évolutives des Crevettes d'eau douce de la famille des Attydés. C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 317—321.
- Brehm, V.**, 1919. Über geschlechtsbegrenzte Speziesmerkmale bei Süßwasserorganismen und deren eventuelle experimentelle Aufklärung durch das Mendelsche Spaltungsgesetz. Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 4—8.
- Bridges, C. B.**, 1918. Maroon, a recurrent mutation in *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sc. **4**. S. 316—318.
- Bridges, C.**, 1919. The genetics of purple eye color in *Drosophila*. Journ. exper. Zool. **28**. S. 265—306.
- Bridges, C.**, 1919. Specific modifiers of eosin eye color in *Drosophila melanogaster*. Journ. exper. Zool. **28**. S. 337—384.
- Bridges, C. B.**, 1919. Vermilion deficiency. Journ. General Physiology. **1**. S. 645—656.
- Bridges, C. B. and Mohr, O. L.**, 1919. The inheritance of mutant character „vortex“. Genetics. **4**. S. 283—306.
- Boveri, Th.**, 1918. Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen (Seeigelbastarde. Arch. Entw.-Mech. **44**. S. 417—471. 3 Taf.
- Castle, W. E.**, 1919. Studies in heredity in rabbits, rats and mice. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 288. 56 S. 3 Taf. 5 Textf.
- Castle, W. E. and Wright, S.**, 1916. Studies in inheritance in guinea pigs and rats. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 241 (paper No. 26 Station for exp. Evolution). 192 S. 7 Taf. 7 Textf.
- Castle, W. E.** An expedition to the home of the guinea-pig and some breeding experiments with material there obtained. S. 1—55.
- Wright, S.** An intensive study of the inheritance of color and of coat characters in guinea pigs, with special reference to graded variations. S. 57—160.
- Castle, W. E.** Further studies of piebald rats and selection, with observations on gametic coupling. S. 161—192.
- Cole, L. J. and Kelley, F. J.**, 1919. Studies on inheritance in pigeons III. Description and linkage relations of two sex linked characters. Genetics. **4**. S. 183—203.
- Cole, L. J. and Kirkpatrick, W. F.**, 1915. Sex ratio in pigeons together with observations in the laying, incubation and hatching of the eggs. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington. **1**. S. 354—359.

- Danforth, C.**, 1919. Evidence that germ-cells are subject to selection on the basis of their genetic potentialities. *Journ. exp. Zool.* **28**. S. 385 bis 412.
- Davenport, C. B.**, 1917. Inheritance of stature. *Genetics*. **2**. S. 313—389.
- Detlefsen, J. A.**, 1918. Fluctuations of sampling in a Mendelian population. *Genetics*. **3**. S. 599—609.
- Detlefsen, J. A. and Roberts, E.**, 1918. On a back cross in mice involving three allelomorphic pairs of characters. *Genetics*. **3**. S. 573—599.
- Franqué, O. v.**, 1919. Innere Sekretion des Eierstocks. *Biol. Centralbl.* **39**. S. 193—201.
- Frateur, J. L.**, 1919. La nature de la Télégonie. *C. R. Soc. Biologie*. **82**. S. 883—884.
- Fritsch, G.**, 1918. Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen. *Zeitschr. f. Ethnologie*. **50**. S. 1—11.
- Goldfarb, A. J.**, 1917. Variability of eggs and sperm of sea-urchins. *Publ. Carnegie Inst. Washington* No. 251 (Papers Dep. Marine Biol. XI), S. 71—87.
- Goldschmidt, R.**, 1919. Intersexualität und Geschlechtsbestimmung. *Biol. Centralbl.* **39**. S. 498—512.
- Gowen, J. W.**, 1919. A biometrical study of crossing-over. On the mechanism of crossing-over in the third chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*. **4**. S. 205—250.
- Goodale, H. und Macmullen, G.**, 1919. The bearings of ratios on theories of the inheritance of winter egg production. *Journ. exper. Zool.* **28**. S. 83—124.
- Gschwandner, R. und Rebel, H.**, 1919. Hybriden und Aberrationen bei *Saturnia*-Arten. *Verh. zool. bot. Ges. Wien*. **69**. S. (57)—(72).
- Haecker, V.**, 1919. Vererbungsgeschichtliche Einzelfragen IV. Über die Vererbung extremer Eigenschaftsstufen. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **21**. S. 145—157.
- Harris, J. A. and Blakeslee, A. F.**, 1918. The correlation between egg production during various periods of the year in the domestic fowl. *Genetics*. **3**. S. 27—72.
- Harris, J. A., Blakeslee, A. F. and Warner, D. E.**, 1917. The correlation between body pigmentation and egg production in the domestic fowl. *Genetics*. **2**. S. 36—78.
- Harrison, H.**, 1919. Studies in the hybrid *Bistoninae*. *Journ. Genetics*. **8**. S. 259—266. 2 Textf.
- Hegner, R. W.**, 1919. Heredity, variation and the appearance of diversities during the vegetative reproduction of *Arcella dentata*. *Genetics*. **4**. S. 95—150.
- Heinzerling**, 1919. Vererbung von Gehörnformen. *Illustr. Landw. Zeitung*. **39**. S. 127. 1 Textf.
- Herbst, C.**, 1919. Über das Farbkleid des Feuersalamanders. *Abh. Heidelb. Akad. Wiss. Math. nat. Kl.* **7**. Abh.

- Hertwig, P., 1920. Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pellio*. Eine experimentell cytologische Untersuchung. Arch. mikr. Anatomie. **94**. Festschrift f. O. Hertwig. S. 203. 1 Taf.
- Herwerden, M. A. van, 1919. De invloed van radiumstralen op de ontwikkeling der eieren van *Daphnia pulex*. Genetica. **1**. S. 305—320.
- Herwerden, M. A. van, 1919. De terugkeer van een sedert zeven jaar verdwenen kenmerk in een cultuur van *Daphnia pulex*. Genetica. **1**. S. 321—322.
- Hindle, E., 1919. Sex inheritance in *Pediculus humanus* var. *corporis*. Journ. Genetics. **8**. S. 267—278. 1 Textf.
- Hodgkinson, E. E., 1918. Some experiments on the rotifer *Hydatina*. Journ. Genetics. **7**. S. 187—192.
- Hyde, R. R., 1916. Two new members of a sex-linked multiple (sextuple) allelomorph system. Genetics. **1**. S. 535—581.
- Hyde, R. R. and Powell, H. M., 1916. Mosaics in *Drosophila ampelophila*. Genetics. **1**. S. 581—584.
- Ibsen, H. L., 1916. Tricolor inheritance I. The tricolor series in guinea-pigs. Genetics. **1**. S. 287—311.
- Ibsen, H. L., 1916. Tricolor inheritance II. The Basset Hound. Genetics. **1**. S. 367—377.
- Ibsen, H. L., 1916. Tricolor inheritance III. Tortoiseshell cats. Genetics. **1**. S. 377—387.
- Jennings, H. S., 1917. The numerical results of diverse systems of breeding, with respect to two pairs of characters, linked or independent, with special relation to the effect of linkage. Genetics. **2**. S. 97—155.
- Joseph, H., 1919. Aberration, Mißbildung und Familienähnlichkeit. Verh. zool. bot. Ges. Wien. **69**. S. (45)—(57). 7 Textf.
- Kammerer, P., 1919. Vererbung erzwungener Formveränderungen. Arch. Entw.-Mech. **45**. S. 323—370. 2 Taf.
- King, H., 1919. Studies on inbreeding. IV. Journ. exper. Zool. **29**. S. 71 bis 112.
- Kirkham, W., 1919. The fate of homozygous yellow mice. Journ. exper. Zool. **28**. S. 125—136. 2 Textf.
- Klatt, B., 1919. Keimdrüsentransplantation beim Schwammspinner. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **22**. S. 1—50. 2 Taf.
- Latter, O. H., 1914. Clypeal markings of queens, drones and workers of *Vespa vulgaris*. Biometrika. **10**. S. 201—207.
- La Vaulx, R. R. de, L'intersexualité chez un crustacé Cladocère: *Daphne Atkinsoni* Baird. C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 97—99.
- Lee, A., 1914. Table of the Gaussian „Tail“ functions; when the „tail“ is larger than the body. Biometrika. **10**. S. 208—214.
- Little, C. C., 1917. The relation of yellow cat color and black-eyed white spotting of mice in inheritance. Genetics. **2**. S. 433—445.
- Little, C., 1919. Colour inheritance in cats. Journ. Genetics. **8**. S. 279—290.
- Metz, C. W., 1916. Mutations in three species of *Drosophila*. Genetics. **1**. S. 591—608.

- Metz, C. W. and Bridges, C. B.**, 1917. Incompatibility of mutant races in *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **3**. S. 673—678.
- Middleton, A. R.**, 1918. Heritable effects of temperature differences on the fission rate of *Stylonychia pustulata*. *Genetics*. **3**. S. 534—573.
- Mohr, O. L.**, 1919. Character changes caused by mutation of an entire region of a chromosome of *Drosophila*. *Genetics*. **4**. S. 275—282.
- Moore, C.** 1919. On the physiological properties of the gonads as controllers of somatic and psychical characteristics. *Journ. exper. Zool.* **28**. S. 459—468. 1 Textf.
- Morgan, T. H. and Bridges, C. B.**, 1919. The inheritance of a fluctuating character. *Journ. General Physiology*. **1**. S. 639—643. 1 Textf.
- Morgan, T. H. and Bridges, C. B.**, 1916. Sex-linked inheritance in *Drosophila*. *Publ. Carnegie Inst. Washington* No. 237. 87 S. 2 Taf. 8 Textf.
- Morgan, T. H., Bridges, C. B. and Sturtevant, A. H.**, 1919. Contributions to the Genetics of *Drosophila melanogaster* IV parts.
 I. Morgan, T. H. and Bridges, C. B. The origin of Gynandromorphs.
 II. Bridges, C. B. and Morgan, T. H. The second chromosome group of mutant characters.
 III. Sturtevant, A. H. Inherited linkage variations in the second chromosome.
 IV. Morgan, T. H. A demonstration of genes modifying the character „Notch“.
Publ. Carnegie Inst. Washington Nr. 278. 388 S.
- Müller, H. J.**, 1918. Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors. *Genetics*. **3**. S. 422—499.
- Nachtsheim, H.**, 1919. Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris* Korsch. *Arch. mikr. Anatomie*. **93** Abt. II f. Zeugungs- u. Vererbgs. S. 1—140. 4 Taf. 5 Textf.
- Nachtsheim, H.**, 1919. Die Bestimmung des Geschlechts bei *Dinophilus*. *Sitzungsber. Ges. Morphologie und Physiologie München*. **31**. S. 48—55.
- Onslow, H.**, 1919. The inheritance of wing colour in *Lepidoptera*. *Journ. Genetics*. **8**. S. 209—258. 2 Taf. 25 Textf.
- Pearl, R.**, 1917. Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl XVII. The influence of age upon reproductive ability, with a description of a new reproductive index. *Genetics*. **2**. S. 417—432.
- Riddle, O.**, 1917. The control of the sex ratio. *Journ. Washington Ac. Sc.* **7**. S. 319—356.
- Riddle, O.**, 1917. The theory of sex as stated in terms of results of studies in pigeons. *Science N. S.* **16**. S. 19—24.
- Riddle, O.**, 1918. Further observations of the relative size of the right and left testes of pigeons in health and disease and as influenced by hybridity. *Anatomical Record*. **14**. S. 285—334.
- Riddle, O. and Harris, J. A.**, 1918. Notes on the relation of blood fat to sex, and on the correlation between blood fat and egg-production in the domestic fowl. *Journ. Biol. Chemistry*. **34**. S. 161—170.

- Ritzman, E. G. and Davenport, C. B.**, 1914. Family preformance as a basis for selection in sheep. Journ. agricult. research. (Washington. Secretary of Agriculture). **10**. S. 93—97.
- Safir, S. R.**, 1916. Buff, a new allelomorph of white eye color in *Drosophila*. Genetics. **1**. S. 584—591.
- Schmid, G.**, 1919. Zur Variabilität der *Clausilia* (*Alinda*) *biplicata* Mont. Nachr.blatt deutsch. malakozooisch. Ges. S. 24—44.
- Schmidt, J.**, 1919. Racial investigations III. Experiments with *Lebistes reticulatus* (Peters) Regan. C. R. Laborat. Carlsberg. **14**, Nr. 5. 7 S.
- Schmidt, J.**, 1919. Racial studies in fishes. Journ. Genetics. **8**. S. 147—153.
- Schmidt, J.**, 1919. Racial studies in fishes. II. Diallel crossings with trout (*Salmo trutta* L.). Journ. Genetics. **9**. S. 61—67.
- Seurat, L. G.**, 1918. Dimorphisme sexuel chez les Nématodes. C. R. soc. Biol. **81**. S. 1099—1101. 3 Textf.
- Shull, A. F.**, 1917. Sex determination in *Anthothrips verbasci*. Genetics. **2**. S. 480—489.
- Stieve, H.**, 1918. Über experimentell durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhns. Arch. Entw. Mech. **44**. S. 530—588. 10 Textf.
- Stoll, N. R. and Shull, A. F.**, 1919. Sex determination in the white fly. Genetics. **4**. S. 251—260.
- Sturtevant, A. H.**, 1918. An analysis of the effects of selection. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 264. 68 S. 1 Taf. 14 Textf.
- Sumner, F. B.**, 1917. Several color „mutations“ in mice of the genus *Peromyscus*. Genetics. **2**. S. 291—301.
- Tower, W. L.**, 1918. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 263. VIII u. 340 S. 19 Taf. 156 Textf.
- Weldon, W. F. R.'s**, 1917. Mice breeding experiments, records of matings. Proposed for press by F. J. W. and K. P. Biometrika. **11**. S. (1)—(60).
- Whitney, D.**, 1919. The ineffectiveness of oxygen as a factor in causing male and female production in *Hydatina senta*. Journ. exper. Zool. **28**. S. 469—492.
- Whiting, P.**, 1919. Genetic studies on the mediterranean flour-moth *Ephestia Kuhniella*. Journ. exper. Zool. **28**. S. 413—446. 2 Taf. 1 Textf.
- Zorn, W.**, 1919. Haut und Haar als Rasse- und Leistungsmerkmal in der Landwirtschaftlichen Tierzucht. 48. Flugschr. deutsch. Ges. f. Züchtungskunde. 152 S. 15 Textf.

c) Mensch.

- Bachstetz, E.**, 1919. Über eine neue Form familiärer Hornhautentartung. Klin. Monatsblätter f. Augenheilkunde. **63**. S. 387. 2 Textf.
- Bonnevie, K.**, 1919. Polydaktyli i Norske Bygdeslegter. Norsk. Mag. f. Laegev. 5 Textf.
- Bonnevie, K.**, 1919. Om Twillingsfødslers Arvelighet. Undersökelse over en norsk Bygdeslegt. Norsk. Mag. f. Laegev.

- Broek, A. J. P. v. d.**, 1916. Zur Frage der willkürlichen Beeinflussung der kindlichen Schädelform. *Korr.blatt dtsh. Ges. Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte.* **47.** S. 68—70.
- Brugsch, T. und Dresel, K.**, 1919. Renale hereditäre Glykosurie (sog. renale Diabetes). *Mediz. Klinik.* **15.** S. 972. 1 Textf.
- Chapelle, E. H. la**, 1918. *Dysostose cleidocranienne héréditaire* (Diss. Leiden). Rotterdam, J. C. van Vliet. S. 121, 21 S. 7 Taf. 14 Textf.
- Classen, K.**, 1919. Beiträge zum Indogermanenproblem. *Korr.blatt dtsh. Ges. Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte.* **40.** S. 1—7.
- Davenport, C. B.**, 1917. Inheritance of stature. *Genetics.* **2.** S. 313—390.
- Davenport, C. B.**, 1917. On utilizing the facts of juvenile promise and family history in awarding naval commissions to untried men. *Proc. Nat. Acad. Sc. Washington.* **3.** S. 404—409.
- Davenport, C. B.**, 1917. The effects of race-intermingling. *Proceed. Am. Philos. Society.* **56.** S. 364—368.
- Davenport, C. B. and Scudder, M.**, 1918. Naval officers: Their heredity and development (Paper No. 29 Stat. Exper. Evolution). *Publ. Carnegie Inst. Washington* No. 259. IV u. 236 S. 60 Taf.
- Godin, P.**, 1919. Différence de progression de l'indice de croissance dans le sexe masculin et dans le sexe féminin. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **169.** S. 549—551.
- Herrmann, G.**, 1919. Epileptische Anfälle mit typischer vollständig gleichartiger Symptomatologie bei Zwillingen. *Mediz. Klinik.* **15.** S. 1028. 1 Textf.
- Hoffmann, H.**, 1919. Geschlechtsbegrenzte Vererbung und manisch-depressives Irresein. *Zeitschr. ges. Neurologie u. Psychiatrie.* **51.** S. 336.
- Jürgens, L.**, 1919. Über die Heredität der multiplen Exostosen. *Arch. Psychiatrie u. Nervenkrankheiten.* **61.** S. 103. 8 Textf.
- Love, A. G. and Davenport, C. B.**, 1919. A comparison of white and colored troops in respect to incidence of disease. *Proc. Nat. Acad. Sciences.* **5.** S. 58—67.
- Meirowsky, E.**, 1919. Über die Entstehung der sog. kongenitalen Mißbildungen der Haut. *Arch. Dermatologie u. Syphilis.* **127.** S. 1. 70 Textf. bzw. Stammbäume.
- Meirowsky, E.**, 1919. Über die Entstehung der sogenannten kongenitalen Mißbildungen der Haut. *W. Braumüller, Wien u. Leipzig.* 192 S. 8°. 70 Textf.
- Mohr, O. L. and Wriedt, Chr.**, 1919. A new type of hereditary brachyphalangy in Man. *Publ. Carnegie Inst. Washington* No. 295 (paper No. 31 Stat. exper. Evolution). 64 S. 7 Taf. 5 Textf.
- Paulsen, J.**, 1918. Die Pigmentarmut der nordischen Rasse, eine konstitutionelle Abartung infolge Domestikation. *Korr.blatt dtsh. Ges. Anthropologie, Ethnologie u. Urgeschichte.* **49.** S. 12—25.
- Schott**, 1919. Über die Ursachen des Schwachsinnes im jugendlichen Alter. *Arch. Psychiatrie u. Nervenkrankheiten.* **61.** S. 195.
- Schwoerer, M.**, 1918. Zur Kraniologie der Malayen. *Korr.blatt dtsh. Ges. Anthropologie, Ethnologie u. Urgeschichte.* **49.** S. 76—79.

- Steiner, Conrad.** 1919. Über konstitutionelle Minderwertigkeit des Gehörorgans (Beiträge zur klinischen Konstitutionspathologie IV). Zeitschr. f. angew. Anatomie u. Konstitutionslehre. **4.** S. 297.
- Weber, F. P.** 1919. The Occurrence of clubbed fingers in healthy persons as a familiar peculiarity. The British Medical Journal. No. 3064. S. 379.
- Wilde, P. A. de.** 1919. Verwantschap en erfelijkheid bij doofstomheid en retinitis pigmentosa (Diss. Amsterdam). Amsterdam, F. van Rossen. 91 S.

III. Arbeiten über Abstammungslehre, ausgehend von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, Physiologie (Serologie) und Entwicklungsgeschichte, der Tier- und Pflanzengeographie.

a) Pflanzen.

- Arber, A.** 1919. Aquatic angiosperms: the significance of their systematic distribution. Journ. Botany. **57.** S. 83—86.
- Becker, J.** 1919. Serologische Untersuchungen auf dem Gebiet von Pflanzenbau und Pflanzenzucht. Landw. Jahrb. **53.** S. 245—276.
- Bessey, E. A.** 1917. The phylogeny of the grasses. Ann. Rep. Michigan Ac. Sc. **19.** S. 239—245.
- Fischer, H.** 1919. Apogamie bei Farnbastarden. Ber. dtsch. bot. Ges. **39.** S. 286—293.
- Engelbrecht, T. H.** 1917. Über die Entstehung des Kulturroggens. Festschr. f. Eduard Hahn. Stuttgart. S. 17—21.
- Helweg, L.** 1916. De danske Barresstammer, deres Afstamning og Kulturhistorie. Tidsskr. Planteavl. **23.** S. 289—339.
- Kempton, J. H.** 1919. The ancestry of maize. Journ. Washington Ac. Sc. **9.** S. 3—12.
- Killermann, S.** 1919. Die Herkunft des Kalmus (*Acorus calamus* L.). Naturw. Wochenschrift N. F. **18.** S. 633—637. 1 Textf.
- Killermann, S.** 1919. Zur Geschichte der Kakteen. Naturw. Wochenschrift N. F. **18.** S. 665—668. 1 Textf.
- Lingelsheim, A.** 1919. Über die Stammpflanze der Eschenmanna. Apotheker-Zeitung. Nr. 22. 1 S.
- Lohr, P. J.** 1919. Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen. Rec. trav. bot. néerl. **16.** S. 1—59.
- MacDougal, D. T. and Spoehr, H. A.** 1918. The origination of xerophytism. Plant World. **21.** S. 245—249.
- Murbeck,** 1918. Über staminale Pseudapetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone. Lunds Univ. Arsskr. N. F. Afd. 2. **14.** 58 S. 10 Textf.
- Reichert, E. T.** 1914. The differentiation and specificity of starches in relation to genera, species etc. Publ. Carnegie Inst. Washington. 2 Bd. XVII u. 900 S. 612 Microphot. 400 Taf.

- Sakamura, T.**, 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. *Bot. Mag. Tokyo*. **32**. S. 150—153.
- Salisbury, E. J.**, 1919. Variation in *Eranthis hyemalis*, *Ficaria verna* and other numbers of the Ranunculaceae, with special reference to trimery and the origin of the perianth. *Ann. Botany*. **33**. S. 47—79. 10 Taf. 20 Textf.
- Schellenberg, G.**, 1919/20. Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten. Habilitationsschrift Kiel. Beihefte z. Bot. Centralbl. **37**. 1. Abt. S. 1—39.
- Schüpp, O.**, 1919. Die Formen des Laubblattes, ihre Entstehung und Umbildung. *Naturw. Wochenschrift N. F.* **18**. S. 585—591. 2 Textf.
- Schürhoff, P. N.**, 1919. Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **37**. S. 161—169.
- Schwerin, F., Grf. v.**, 1919. Der weißbunte *Acer Negundo* und Mimikry. *Mitt. dtsh. dendrol. Ges.* S. 188—189.
- Schwerin, F., Grf. v.**, 1919. Angeblicher Atavismus bei *Liriodendron*. *Mitt. dtsh. dendrol. Ges.* S. 135—143.
- Vierhapper, F.**, 1919. Über echten und falschen Vikarismus. *Oesterr. bot. Ztschr.* **68**. S. 1—22.
- Wieland, G. R.**, 1918. The origin of dicotyls. *Science N. S.* **48**. S. 18—21.

b) Tiere.

- Alverdis, F.**, 1919. Die gleichgerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung der Vögel und Säugetiere. *Biol. Centralbl.* **39**. S. 385—400.
- Armbruster, L.**, 1919. Meßbare phänotypische und genotypische Instinktveränderungen. *Arch. Bienenkunde*. **1**. S. 1—40.
- Bolk, L.**, 1919. Ontogenetische Studien III. Zur Ontogenie des Elefantengebisses. Jena, Fischer. 38 S. 8°. 22 Textf.
- Antonius, O.**, 1919. Die Abstammung der Hausrinder. *Die Naturwissenschaften*. **7**. S. 781—789.
- Borner, C.**, 1919. Stammesgeschichte der Hautflügler. *Biol. Centralbl.* **39**. S. 145—186.
- Carlgren, O.**, 1918. Die Mesenterienanordnung der Halcuriiden. *Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2.* **14**. S. 1—40. 1 Taf. 25 Textf.
- Davis, D.**, 1919. Asexual multiplication and regeneration in *Sagartia luciae* Verr. *Journ. exper. Zool.* **28**. S. 161—264. 10 Taf.
- Driesch, H.**, 1919. Studien über Anpassung und Rythmus. *Biol. Centralbl.* **39**. S. 433—462.
- Falz-Fein, F. v.**, 1919. Über das letzte Auftreten des Wildpferdes. *Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde*. S. 196—206.
- Franz, V.**, 1919. Die Augendrüsen der Wirbeltiere. *Naturw. Wochenschrift N. F.* **18**. S. 649—654.
- Gans, H.**, 1915. Banteng und Zebu und ihr gegenseitiges Verhältnis. Diss. Halle.

- Gerth, H.**, 1919. Über die Entwicklung des Septalapparates bei den paläozoischen Rugosen und bei lebenden Korallen. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **21**. S. 201—215.
- Gould, H.**, 1919. Studies on sex in the hermaphrodit mollusc *Crepidula plana*. III. *Journ. exper. Zool.* **29**. S. 113—120. 1 Textf.
- Hansen, H.**, 1919. Anatomie und Entwicklung der Cyklostomenzähne unter Berücksichtigung ihrer phylogenetischen Stellung. *Jenaische Ztschr. f. Naturw.* **56**. 1919. S. 85—118. 4 Taf. 7 Textf.
- Hilzheimer, M.**, 1917. Der ägyptische Ur. Stuttgart, Festschrift für Eduard Hahn. S. 9—16.
- Huene, F. v.**, 1920. Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **22**. S. 209—212.
- Jordan, H.**, 1919. Die Phylogenese der Leistungen des zentralen Nervensystems. *Biol. Centralbl.* **39**. S. 462—474.
- Koch, M. L. and Riddle, O.**, 1918. The chemical composition of the brain of normal and ataxic pigeons. *Am. Journ. Physiology*, **47**. S. 124 bis 136.
- Kooiman, H. N.**, 1918. Over de beteekenis van het kruisen van individuen, behoorend tot verschillende Linné'sche soorten, voor het ontstaan onzer huisdieren. **Arden*. VII. S. 108—114.
- Matschie, P.**, 1919. Neue Ergebnisse der Schimpansenforschung. *Ztschr. f. Ethnologie*. **51**. S. 62—81.
- Moore, C.**, 1919. On the physiological properties of the gonads as controllers of somatic and psychical characteristics. *Journ. exper. Zool.* **28**. S. 137—160. 5 Textf.
- Reimers, J. H. W. T.**, 1918. De studie der afstammingen, der bloedlynen en de karakteristiek van onze rundveerassen. *Cultura*. **30**. S. 328—353. 10 Tab.
- Riddle, O.**, 1918. A demonstration of the origin of two pairs of female identical twins from two ova of high storage metabolism. *Journ. Exp. Zoology*. **26**. S. 227—254.
- Růžicka, V.**, 1919. Restitution und Vererbung. Experimenteller, kritischer und synthetischer Beitrag zur Frage des Determinationsproblems. Vortr. und Aufs. über Entwicklungsmechanik d. Organismen. Leipzig, Julius Springer. Heft 23. 67 S.
- Schulze, P.**, 1918. Das Verhalten artfremder und artgleicher Gallen beim räumlichen Zusammentreffen und andere Mitteilungen über Gallen. *Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde*. S. 371—379. 7 Textf.
- Stieve, H.**, 1919. Das Verhältnis der Zwischenzellen zum generativen Anteil im Hoden der Dohle. *Arch. Entw.-Mech.* **45**. S. 455—497. 1 Taf. 7 Textf.
- Tower, W. L.**, 1918. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*. *Publ. Carnegie Inst. Washington* No. 263. VIII u. 340 S. 19 Taf. 156 Textf.
- Wirén, E.**, 1918. Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden. *Zoologische Bidrag från Uppsala (Zoologische Beiträge aus Uppsala)*. VI. S. 41—181. 8 Taf. 40 Textf.

e) Mensch.

- Fritsch, G.**, 1918. Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen. Zeitschr. f. Ethnologie. **50**. S. 1—11.
- Haberlandt, A. und Lebzeller, V.**, 1919. Zur physischen Anthropologie der Albanesen. Arch. Anthropologie. **17**. S. 121.
- Keith, A.**, 1919. The differentiation of mankind into racial types. (Opening adress Brit. Ass. Bournemouth). Nature. **104**. S. 301—305.
- Schiefferdecker, P.**, 1919. Über die Differenzierung der tierischen Kau-muskeln zu menschlichen Sprachmuskeln. Biol. Centralbl. **39**. S. 421 bis 432.
- Siemens, H. W.**, 1919. Über die Bedeutung von Idiokinese und Selektion für die Entstehung der Domestikationsmerkmale. Zeitschr. f. angew. Anatomie und Konstitutionslehre. **4**. S. 278—291.

IV. Arbeiten über die cytologische Basis der Vererbungserscheinungen.

a) Pflanzen.

- Burgeff, H.**, 1920. Über den Parasitismus von Chaetocladium und die heterocaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen. Zeitschr. f. Bot. **12**. S. 1—35.
- Hance, R. T.**, 1918. Variations in the number of somatic chromosomes in *Oenothera scintillans* de Vries. Genetics. **3**. S. 225—275.
- Kihara, K.**, 1919. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. I. Speciesbastarde des Weizens und Weizenroggenbastard. Tokyo Botan. Magaz. **32**.
- Nothnagel, M.**, 1918. Fecundation and formation of the primary endosperm nucleus in certain Liliaceae. Bot. Gaz. **66**. S. 143—161.
- Rosenberg, O.**, 1918. Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. Ark. för Botan. **16** S. 6 Textf.
- Sakamura, T.**, 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*arten. Bot. Mag. Tokyo. **32**. S. 150—153.
- Sax, K.**, 1919. The behavior of the chromosomes in fertilization. Genetics. **3**. S. 309—327.
- Schacke, M. A.**, 1919. A chromosome difference between the sexes of *Sphaerocarpus texanus*. Science N. S. **49**. S. 218—219.
- Schürhoff, P. N.**, 1919. Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. Ber. dtsh. bot. Ges. **37**. S. 161—169.
- Weatherwax, P.**, 1919. Gametogenesis and fecundation in *Zea Mays* as the basis of xenia and heredity in the endosperm. Bull. Torrey Bot. Club. **46**. S. 73—90. 2 Taf. 2 Textf.
- Winge, O.**, 1919. On the relation between number of chromosomes and number of types in *Lathyrus* especially. Journ. Genetics. **8**. S. 133 bis 138. 1 Taf.

b) Tiere.

- Bridges, C. B.**, 1916. Non disjunction as proof of the chromosome theory of heredity (concluded). *Genetics*. **1**. S. 107—163.
- Bridges, C. B.**, 1919, Vermilion deficiency. *Journ. General Physiology*. **1**. S. 645—656.
- Hertwig, P.**, 1920. Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pellio*. Eine experimentell cytologische Untersuchung. *Arch. mikr. Anatomie*, **94**, Festschr. f. O. Hertwig. S. 203. 1 Taf.
- Jordan, H. E.**, 1914. The spermatogenesis of the Mongoose; and a further comparative study of Mammalian spermatogenesis, with special reference to sex chromosomes. *Publ. Carnegie Inst. Washington* No. 182 (Papers Tortugas Laboratory V). S. 163—180. 1 Taf. 9 Textf.
- Mohr, O. L.**, 1919. Studien über die Chromatinreifung der männlichen Geschlechtszellen bei *Locusta viridissima*. *Archives de Biologie*. **29**. S. 579—752. 5 Taf.
- Morgan, T. H.**, 1919. The basis of genetics. New York, London, Lippincutt. 500 S.
- Morgan, T. H., Bridges, C. B. and Sturtevant, A. H.**, 1919. Contributions to the Genetics of *Drosophila melanogaster*. IV parts (vergl. unter II b). *Publ. Carnegie Institution Washington*. No. 278. 388 S.
- Nachtsheim, H.**, 1919. Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren cytologische Grundlage. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **20**. S. 118—158. 12 Textf.
- Nachtsheim, H.**, 1919. Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris* Korsch. *Arch. mikr. Anatomie*. **93**. Abt. II für Zeugungs- u. Vererbgs. S. 1—140. 4 Taf. 5 Textf.
- Sturtevant, A. H.**, 1917. Crossing over without chiasmotype? *Genetics*. **2**. S. 301—305.
- Sturtevant, A. H., Bridges, C. B. and Morgan, T. H.**, 1919. The spatial relations of genes. *Proc. Nation. Acad. Sc.* **5**. S. 168—173.

V. Angewandte Vererbungslehre in Züchtung, Sociologie und Medizin.

a) Pflanzen.

- Amend, F. W.**, 1919. Untersuchungen über den flämischen Roggen unter besonderer Berücksichtigung des flämischen Landroggens und seiner Züchtung. *Landw. Jahrbücher*. **52**. S. 615. 1 Taf.
- Anonymus**, 1919. Zur Frage des Anbaus und der Akklimatisation der Soja in Deutschland. *Dtsch. landw. Presse*. **46**. S. 438.
- Appel, A.**, 1918. Über die Anfälligkeit und Widerstandsfähigkeit verschiedener Kartoffelsorten gegen Krebs. *Arb. Ges. Förderung d. Baus u. d. wirtschaftl. zweckmäß. Verw. Kart.*
- Brown, B. S.**, 1918. Fruiting of apple trees every other year. *Journ. Heredity*. **9**. S. 308—310. 3 Textf.

- Christie, M.**, 1917. Föredlingsarbetet med vaarsad, erser og poteter 1905—16. Beretning om Statens forsöksgaard paa Hedemarken 1916. Kristiania Norwegen. S. 5.
- Cohen Stuart, C. P.**, 1919. A basis for tea selection 1. division. Bull. Jardin botan. de Buitenzorg. 's Lands Plantentuin 3. série. 1. S. 193—320.
- Fruwirth, C.**, 1919. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung Band III. Die Züchtung von Kartoffel, Erdbirne, Lein, Hanf, Tabak, Hopfen, Buchweizen, Hülsenfrüchten und kleeartigen Futterpflanzen. P. Parey, Berlin. 3. gänzlich umgearb. Aufl. XVI u. 240 S. 45 Textf.
- Heribert-Nilsson, N.**, 1919. Rågfrödlingsens metodik och principer. Nordisk Jordbrugsforskning. 1. S. 4—9.
- Honing, J. A.**, 1918. Selectieproeven met Deli tabak. II. Mededeelingen Deliproefstation Medan. Tweede Serie, No. II. 84 S.
- Honing, J. A.**, 1919. Selectieproeven met Deli-tabak. III. Mededeelingen Deliproefstation Medan. Tweede Serie, No. VI. 25 S.
- Honing, J. A.**, 1919. Selectie-proeven met Deli-tabak. Teysmannia. 30. S. 1—11. 2 Taf.
- Kalt, B. und Seelhorst, v.**, 1919. Zu dem angeblich „raschen Entarten eines Dickkopfweizens“. Dtsch. Landw. Presse. S. 275—278.
- Kiessling, L.**, 1919. 11. Bericht der Bayer. Landessaatzuchtanstalt in Weihenstephan (1914—18). Landw. Jahrbuch Bayern. 9.
- Killer, J.**, 1919. Über die Umzüchtung reiner Linien von Winterweizen in Sommerweizen. Journ. f. Landwirtsch. 67. S. 59—62.
- Kober, F.**, 1910. Schlüssel zur Lösung der Rebenhybridenfrage. Wien, C. Gerold 42 S. gr. 8.
- Koch, L.**, 1918. Verdere onderzoekingen betreffende de praktijkwaarde van de lijnselectiemethode, mede in verband met het gemengd planten van variëteiten. Teysmannia. 29. S. 389—423.
- Krause, F.**, 1919. Zur Samenbestimmung der Arten und Varietäten von Brassica und Raphanus. Landw. Jahrb. 54. S. 321—336. 4 Taf.
- Mandekie, V.**, 1918. Beitrag zur Züchtung des Mais (tschech.). Gospodarska smotra. 1—4.
- Müller, K.**, 1918. Rebenzüchtung und Anbau widerstandsfähiger Reben. Mitt. d. d. Landw. Ges. 33. S. 508—509.
- Rutgers, A. A. L.**, 1919. Selectie en uitdunning. Arch. Rubbercultuur. 3. S. 105—123.
- Salmon, E.**, 1917. Improving Hops in England through crossing and selection. Journ. Instit. of Brewing. 23. S. 60—82.
- Schubart, P.**, 1918. Blutauffrischung in der Zuckerrübensamenzucht. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 6. S. 209—215. 1 Textf.
- Sirks, M. J.**, 1919. Raszuiverheid en fokzuiverheid. Genetica. 1. S. 539—552.
- Tschermack, E. v.**, 1918. Steigerung der Ertragsfähigkeit der Tomaten durch Bastardierung in der ersten Generation. Nachrichten dtsch. Landw. Ges. f. Österreich. S. 425—426.

b) Tiere.

- Baur, E. und Kronacher, C.**, 1919. Gibt es konstante intermediäre Rassenbastarde in der Schafzucht. Dtsch. Landw. Presse. **46**. S. 713—714.
- Bilek, F.**, 1919. Zur Geschichte der ursprünglichen Ziegenrassen in Böhmen. Jahrb. Tierzucht. **12**. S. 17—32. 7 Textf.
- Duerden, J.**, 1919. Crossing of the North african and South african Ostrich. Journ. Genetics. **8**. S. 155—198. 1 Taf. 2 Textf.
- Frölich, G.**, 1919. Über Abstammung und Inzucht an der Hand der wichtigsten Blutlinien des weißen deutschen Edelschweines. Ammerländer Zucht. Dtsch. landw. Tierzucht. **23**. S. 69—71, 76—78, 83—85.
- Gaede**, 1919. Vererbungsstudien und züchterische Betrachtungen über die 67. Zuchtviehauktion des Verbandes für die Zucht des schwarzbunten Tieflandrindes in der Provinz Sachsen. Dtsch. Landw. Tierzucht. **23**. S. 81—83, 90.
- Grunau, H.**, 1919. Die Überbildung beim Schweine und deren Nachteile bei hochgezüchteten und bei primitiven Rassen. Jahrb. Tierzucht. **12**. S. 1—16.
- Hanne, R.**, 1919. Die Veredelung der Landeszuht durch gute Vätertiere. Dtsch. Landw. Tierzucht. **23**. S. 135—136.
- Kronacher, C.**, 1919. Beitrag zur Erbfehlerforschung in der Tierzucht mit besonderer Berücksichtigung des Rorens beim Pferde. 46. Flugschr. dtsch. Ges. Züchtungskunde. 32 S.
- Reimers, J. H. W. Th.**, 1918. De studie der afstammelingen, der bloedlynen en de karakteristiek van onze rundveerassen. Cultura. **30**. S. 328—353.
- Schmehl, R.**, 1919. Zuchtstudien in einer deutschen Stammschäfferei. Jahrb. Tierzucht. **12**. S. 33—44.
- Schmidt, J.**, 1919. Der Zeugungswert des Individuums, beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung (übers. a. d. dän. Manusk.). 47. Flugschr. Dtsch. Ges. Züchtungskunde. 31 S.
- Stanjek, P.**, 1919. Das schlesische Rotvieh und seine Blutlinien. Jahrb. Tierzucht. S. 68—142. 11 Textf.
- Ulmansky, S.**, 1917. Die andalusische Rinderrasse, Mitt. landw. Lehrkanz. Hochsch. Bodenkultur. **3**. S. 457—546. 14 Taf. 3 Textf.
- Vryberg, B.**, 1917. Rindviehzucht in Niederl. Ostindien. Jahrb. f. wissensch. u. prakt. Tierzucht. **11**. S. 117—132.
- Wriedt, Ch.**, 1919. Die Maultierfüchse und ihre Beziehung zur modernen Vererbungslehre. Jahrb. Tierzucht. **12**, S. 143—144.
- Wriedt, Ch.**, 1919. Über die Vererbung der Ohrenlänge beim Schafe. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **20**. S. 262—263.
- Zander, E.**, 1919. Die Vererbung bei der Honigbiene. Dtsch. Landw. Presse. S. 162—163.
- Zander, E.**, 1919. Züchterische Bestrebungen zur Veredelung der Honigbiene. 45. Flugschr. dtsch. Ges. f. Züchtungskunde.

c) Mensch.

- Bartels, A.**, 1920. Rasse und Volkstum. Ges. Aufs. z. nationalen Weltanschauung. Weimar, A. Duncker. 320 S. gr. 8^o.
- Fischer, E.**, 1919. Rassenprobleme in Spanien. Spanien, Zeitschr. f. Auslandskunde. S. 22—27.
- Hauser, O.**, 1915. Rasse und Rassefragen in Deutschland. Weimar, A. Duncker. 134 S. gr. 8^o.
- Hauser, O.**, 1916. Die Germanen in Europa. Weimar, A. Duncker. 162 S. 8^o.
- Hauser, O.**, 1917. Genie und Rasse (I. Altertum). Weimar, A. Duncker. 123 S. 8^o.
- Muckermann, H.**, 1919. Die Erblchkeitsforschung und die Wiedergeburt von Familie und Volk. Stimmen der Zeit. 97. S. 115—132.
- Tammes, T.**, 1919. De leer der erfactoren en hare toepassing op den mensch (Inaugureele rede). Groningen-den Haag, J. B. Wolters. 24 S.
- Westenhöfer**, 1920. Die Aufgaben der Rassenhygiene (des Nachkommen-schutzes) im neuen Deutschland. Veröff. a. d. Gebiete d. Medizinal-verwaltung. 10. S. 80—116.

Paläontologische Literatur.

1. Allgemeines.

- Bubnoff, S. von**, 1919. Über einige grundlegende Prinzipien der paläontologischen Systematik. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 21. S. 159 bis 168.
- Clarke, F. W. und Wheeler, W. C.**, 1917. The inorganic constituents of marine Invertebrates. U. S. Geol. Surv. Washington Prof. Pap. 102.
- Cossmann, M.**, 1916. Essais de paléoconchologie comparée. Livr. XI. Paris. 11 Taf.
- Meunier, St.**, 1918. La géologie biologique. Paris. Mit zahlr. Abb.
- Walther, Joh.**, 1919. Allgemeine Palaeontologie. 1. Teil: Die Fossilien. Berlin, Gebrüder Borntraeger.
- Wilckens, O.**, 1919. Stammgarben. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 20. S. 241—261.

2. Faunen.

- Adaro, L. de**, 1916. Criaderos de hierro de Asturias. Mem. del. Inst. Geolog. de España. 676 S. zahlr. Abb.
- Arobú, N.**, 1916. Existence de la faune à Hipparion dans le Sarmatien du bassin de la mer de Marmara et ses consequences pour la classification du Neogène dans l'Europe sud-orientale. C. R. de l'Acad. de sci. de Paris.

- Bassler, R. S.**, 1916. Bibliographic Index of American Ordovician and Silurian Fossils. 2 Bände. Washington. 521 S.
- Bellini, R.**, 1917. Alcune note sui depositi fossiliferi delle Regione Flegrea. Neapel.
- Böhm, Joh.**, 1919. Patella Wünschmanni nov. sp. und die Fauna des Ilsenburgmergels bei Wernigerode. Zeitschr. dtsh. geol. Ges. **71**. Monatsber. S. 81—85. 2 Textf.
- Böhm, Joh.**, 1919. Zur Fauna des Emscher bei Soest. Zeitschr. dtsh. geol. Ges. **71**. B. Monatsber. S. 86—88.
- Bolton, Herb.**, 1915. The fauna and stratigraphie of the Kent Coalfield. 8^o. London.
- Braunson, E. B.**, 1916. The Lower Embar of Wyoming and its Fauna. Journ. of Geology. Chicago. **24**. S. 639—664. Taf. 1—6. 6 Textf.
- Buckman, S. S.**, 1918. Jurassic Chronology: I. Lias. Quart. Journ. Geol. Soc. London. **73**. S. 257—325. Taf. 26—31.
- Cereceda, D.**, 1917. Acerca de la edad sarmatiense de los lignitos de La Alcarria. Bol. S. C. H. Nat.
- Chapman, F. und Etheridge, R. Jr.**, 1917. Palaeontological contributions to the geology of Western Australia, Series 6. No. 11 und 12. West-Australia geol. Surv. Perth Bull. **72**. 15 Tab. 1 Karte.
- Cossmann, M.**, 1907—1916. Etudes lur le Charmouthien de la Vendée. Paris. 8 Taf.
- Cossmann, M.**, 1907—1916. Le Barrémien urgoniforme de Brouzet les Alois (Gard.). Paris. 11 Taf.
- Dalloni**, 1916. Le Dartonien marin dans les Pyrénées. C. R. de l'Acad de Sci. de Paris.
- Deperet, Ch. und Gentil, L.**, 1917. Sur une faune miocène supérieure marine (Sahélienne) dans le R'orb (Maroc occidental). C. R. de l'Acad. de Sci. de Paris.
- Dollfus, G. F.**, 1916. Étude sur la Molasse de l'Armagnac. Bull. Soc. géol. de France. 2 Taf. Zahlr. Fig.
- Ellis, D.**, 1915. Fossil Micro-organisms from the Jurassic and Cretaceous Rocks of Great Britain. Proc. Royal Soc. Edinburgh 1914/15. **35**. S. 110—132. 2 Taf. 21 Textf.
- Fallot, P.**, 1916. Sur la présence de l'Aptien dans la S^a de Majorque (Baleares). C. R. de l'Acad. de Sci. de Paris.
- Faura y Saas**, 1917. Caracterizacion de la faune briozoaria del Maestrichienze en el monte Perdido (Pirineos Centrales del Alto Aragón). Bol. S. Esp. de Hist. Nat.
- Fischli, H. und Weber, J.**, 1916. Molassepetrefakten aus Winterthurs Umgebung. Mitteil. naturf. Ges. Winterthur. **11**. 11 S.
- Fritzsche, H.**, 1919. Eine Fauna aus Schichten der Kreidetertiärgrenze in der argentinischen Cordillere des südlichen Mendoza. Centralbl. f. Min. etc. S. 359—369.
- Fuchs, A.**, 1919. Devonfauna der Verse- und Hobräcker-Schichten des sauerländischen Faciesgebietes. Berlin. 5 Taf.

- Gabb, W., 1917. Santo Domingo type sections and fossils. *Bull. Amer. Paleont.* **5**. 296 S. 42 Taf.
- García de Cid, F., 1916. Hallazgo de formaciones lacustres pliozénicas en Montroig (Tarragona). *Bol. S. Esp. de Hist. Nat.*
- Gerber, Ed., 1915. Revision der Liasversteinerungen von Bodmi und Lettenalp am Nordwestabhang des Sigriswilergrates. *Mitteil. d. Naturf. Ges. in Bern*. S. 248—262.
- Gothan, W. und Zimmermann, E., 1919. Pflanzliche und tierische Fossilien der deutschen Braunkohlenlager. Halle.
- Gottschick, F. und Wenz, W., 1916. Die Sylvanaschichten von Hohenmemmingen und ihre Fauna. *Nachr.blatt der dtsh. malakozool. Ges. Frankfurt a. M.* S. 17—32, 55—92, 97—113. Taf. 1.
- Hennen, R. V. und Reger, D. B., 1914. Report on Logan and Mingo Counties. With Part IV, Paleontology, by U. Armstrong Price. *West Virginia Geol. Surv., County Reports, Morgantown* 1915.
- Hinds, H. und Greene, F. C. 1915. The Stratigraphy of the Pennsylvanian Series in Missouri. With a chapter on Invertebrate Paleontology, by G. H. Girty. *Missouri Bureau of Geol. and Mines*. **13**. 2. ser. Rolla.
- Illing, V. Chs., 1916. The Paradoxidian Fauna of a part of the Stockingford Shales. *Quart. Journ. geol. soc. London*. **71**. S. 386—448. Taf. 28—38. 1 Texttab.
- Jensen, Ad. S., 1917. Quaternary fossils collected by the Danmark Expedition. *Medd. om Grøn.* **43**. S. 619—632.
- Kilian, A., 1915. Contribution à l'étude des faunes paléocrétacées du sud-est de la France. 300 S. mit Taf.
- Kindle, E. M., 1915. Notes on the Geology and Palaeontology of the Lower Saskatchewan River Valley. *Canad. Dep. of Mines, Mus. Bull.* **21**. No. 1576, *Geol. Surv., Geol. Ser. No. 30*. Ottawa.
- Leuchs, K., 1919. Marines Oberkarbon im zentralen Tianschan. *Sitzungsber. math.-phys. Kl. Bayer. Akad. d. Wiss.* S. 217—228. 1 Taf. 2 Textf.
- Lisson, C. J., 1915. Edad de los fosiles Peruanos. *Escuela de Ingenieros, Lima*.
- Lull, R. S., 1915. Triassic life of the Connecticut Valley. *Connecticut Geol. and Nat. Hist. Surv., Bull.* **24**. Hartford.
- Lüthy, J., 1918. Geologie und Paläontologie von Peru. *Genf*. 91 S. 5 Taf. 29 Textf.
- Magnair, P., 1917. The Hurlet Sequence in the Cast of Scotland and the Abden Fauna as an Index to the Position of the Hurlet Limestone. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*. **37**. S. 173—209. 1 Taf. 4 Textf.
- Marshall, P., 1916. Additional fossils from Target Gully, near Oamaru. *Transact. New Zealand Inst. Wellington*. **49**.
- Marshall, P., 1917. The Tertiary Molluscan fauna of Pakanrangi Point, Kaipara Harbour. *Transact. New Zealand Inst. Wellington*. **50**.
- Martin, K., 1917. Over de miocene fauna van het West-Progoergebergte. *Verslag v. d. gew. vergadering d. wis.- en natuurk. afdel. v. d. kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam*. **26**. no. 2. S. 139—144.

- Martin, K.**, 1917. Over zoogenaamd oligoceene versteeningen van Celebes. Verslag v. d. gew. vergadering d. wis.- en natuurk. afdel. v. d. kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. **26**. S. 145—151.
- Martin, K.**, 1917. Die altmiozäne Fauna des West-Pragogebirges auf Java. B. Scaphopoda, Lamellibranchiata, Rhizopoda, Allgemeiner Teil. Samml. d. geol. Reichsmus. in Leiden. N. F. **2**. H. 7. S. 261—296 m. Abb.
- Martin, K.**, 1917. Bemerkungen über sogenannte oligozäne Versteinerungen von Celebes. Samml. d. geol. Reichsmus. in Leiden. N. F. **2**. H. 7. S. 299—308.
- Maury, C. J.**, 1918. Santo Domingan paleontological explorations (Ref.). Journ. of Geology Chicago. **26**. S. 224—226.
- Morgan, J. de**, 1916. Observations sur la Stratigraphie et la Paléontologie du Falconien de la Touraine. Bull. soc. géol. de France. 5 Taf. 62 Textf.
- Newton, R. B.**, 1916. On a fossiliferous Limestone from the North Sea. Quart. Journ. geol. soc. London. **72**. S. 7—22. Taf. II.
- Oswald, F.**, 1914. The Miocene Beds of the Victoria Nyanza and the geology of the Country between the Lake and the Kisii Highlands. With an Appendix on the Vertebrate Remains, by Chs. W. Andrews, and an Appendix on the Non-Marine Mollusca, by R. B. Newton. Quart. Journ. geol. soc. London. **70**, S. 128—198. Taf. 20—30. 3 Textf.
- Offwald, Kurt**, 1918. Mesozoische Conulariiden. Centralbl. f. Min. usw. S. 337—344. 4 Textf.
- Ravn, J. P. J.**, 1918. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersøgelse. II. Række. Nr. 31. 39 S. 2 Taf. 2 Textf.
- Rollier, L.**, 1917. Fossiles nouveaux ou peu connus des terrains secondaires (mésozoïques) du Jura et des contrées environnantes. Genf. T. **6**. 8 Taf. 6 Textf.
- Schröder, R.**, 1915. Die Conchylien des Münchener Gebiets vom Pleistocaen bis zur Gegenwart. Nachrblatt d. deutsch. malakozool. Ges. Frankfurt a. M. S. 97—195.
- Sinclair, W. J. und Grauger, W.**, 1914. Paleocene deposits of the San Juan Basin, New Mexico. Bull. Am. Mus. Nat. History. **33**. S. 297 bis 316. Taf. 20—27. 2 Textf.
- Stauffer, Cl. R.**, 1918. Descriptions of some new species of Devonian Fossils. Journ. of Geology Chicago. **26**. S. 555—560. 3 Taf.
- Stehn, E.**, 1920. Vorläufige Mitteilung über das Callovien und seine Fauna in Südamerika. Centralbl. f. Min. usw. S. 45—49.
- Trechmann, Chs. T.**, 1917. The Trias of New Zealand. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. 165—246. Taf. 17—25.
- Vaughan, Arth.**, 1915. Correlation of Dinantian and Avonian. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 1—52. Taf. 1—7.
- Weber, H. A.**, 1919. Über spät- und postglaziale lakustrine und fluviale Ablagerungen in der Wyhraniederung bei Lobstädt und Borna und die Chronologie der Postglazialzeit Mitteleuropas. Abh. naturw. Ver. Bremen. **24**. H. 1. S. 189—268. 2 Textf. 2 Übersichten. 1 Textfossiltaf. 2 Schlußtaf.

- Weller, S., 1916. Description of a Ste. Genevieve Limestone Fauna from the Monroe County, Illinois. Contrib. fr. Walker Museum, Chicago. 1. Nr. 10.
- Woods, H., 1917. The Cretaceous Faunas of the North-Eastern Part of the South Island of New Zealand. New Zealand Geol. Surv. Wellington, Palaeont. Bull. 4.
- Želízko, J. V., 1916. Nová fauna ze spodní siluru od Rožmitálu. Rozpravy České Akad. Prag. II. Kl. 25. 4 S. 1 Taf.
- Želízko, J. V., 1917. Neue untersilurische Fauna von Rožmítal in Böhmen. Bull. intern. de l'Acad. des Sci. de Bohême. Nr. 21. II. Kl. Prag. 25. 4 S. 1 Taf.

3. Foraminiferen.

- Cooke, C. W. und Cushman, J. A., 1918. Orbitoid Foraminifera of the genus *Orthophragmina* from Georgia and Florida. U. S. Geol. Surv. Wash. Prof. Pap. 108 G.
- Cushman, J. A., 1918. Some Pliocene and Miocene Foraminifera of the Coastal Plain of the United States. U. S. Geol. Surv. Wash. Bull. 676.
- Davis, E. T., 1919. The Radiolarian Cherts of the Franciscan group. Berkeley.
- Douvillé, H., 1917. Les Orbitoides de l'île de la Trinité. C. R. Ac. Sc. Paris.
- Fischli, H., 1916. Beitrag zur Kenntnis der fossilen Radiolarien in der Riginagelfluh. Mitteil. naturf. Ges. Winterthur. II. 4 S.
- Girty, G. H., 1914. On the names of American Fusulinas. Journ. of Geology Chicago. 23. S. 237—242.
- Heron-Allen, Edw. und Barnard, J. E., 1919. Application of X-rays to the determination of the interior structure of microscopic fossils, particularly with reference to the dimorphism of the nummulites. Quart. Journ. geol. soc. London. 74. S. IV—VI.
- Lapparent, J. de, 1917. Sur un Foraminifère de la Craie des Alpes et des Pyrénées. Bull. soc. géol. de France.
- Oppenoort, W. F. F., 1918. Foraminiferen van de noordkust van Atjeh. Verh. v. h. geol. mijnb. gen. v. Nederland en Koloniën, geol. Ser. Deel II. s' Gravenhage. S. 249—258. Taf. VIII u. IX.

4. Spongien und Coelenteraten.

- Canu, F. Les Bryozoaires fossiles des terrains du Sud-Ouest de la France. Bull. soc. géol. de France. 15. 2 Taf.
- Dehorne, J., 1916. Sur un Stromatopore milléporoïde du portlandien. C. R. Ac. Sc. Paris.
- Dehorne, J., 1917. Sur un Stromatopore nouveau du Lusitanien de Coïmbra (Portugal). C. R. Ac. Sc. Paris. 2 Fig.
- Dehorne, J., 1917. Sur une espèce nouvelle de Stromatopore du Calcaire à Hippurites-Actinostroma Kiliani. C. R. Ac. Sc. Paris.

- Dietrich, W. O.**, 1918. Zur Kenntniss des persischen Miocäns (Korallen). Centralbl. f. Min. usw. S. 98—104.
- Dietrich, W. O.**, 1919. Über sogen. Tabulaten des Jura und der Kreide, insbesondere die Gattung *Acantharia* Qu. Centralbl. f. Min. usw. S. 208—218.
- Gregory, J. W. und French, J. B.**, 1916. Eocene Corals from the Fly River, Central New Guinea. Geol. Mag. London. New Ser. Dec. VI. **3**. S. 481—488, 529—536. Taf. 19—22.
- Heinrich, M.**, 1916. On the structure and classification of the Stromatoporoidea. Journ. of Geology Chicago. **24**. S. 57—60.
- Kirste, E.**, 1919. Die Graptolithen des Altenburger Ostkreises. Mitt. a. d. Osterlande. Naturf. Ges. zu Altenburg, S.-A. S. 60—222. 3 Taf. 6 Textf.
- Oppenheim, P.**, 1919. Über einige Korallen aus dem Eocän von Kosavin (Kroatien). Centralbl. f. Min. usw. S. 312—314.
- Parsons, L. M.** The Carboniferous Limestone bordering the Leicestershire Coalfield. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. 84—109. Taf. 7—11. 4 Textf.
- Smith, St.**, 1916. The genus *Lonsdaleia* and *Dibunophyllum rugosum* (McCoy). Quart. Journ. geol. soc. **71**. S. 218—271. Taf. 17—21. 6 Textf.
- Smith, St.**, 1916. *Aulina rotiformis* gen. et sp. nov. *Philipsastraea* Hennah (*Lonsdale*), and *Orionastraea* gen. nov. Quart. Journ. geol. soc. London. **72**. S. 280—306. Taf. 22—24. 4 Textf.
- Vaughan, Arth.**, 1915. Correlation of Dinantian and Avonian. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 1—62. Taf. 1—7.

5. Echinodermen.

- Bather, Fr. A.**, 1917. The Triassic Crinoids from New Zealand collected by Mr. C. T. Trechmann. Quart. Journ. geol. soc. London. **74**. S. 247 bis 256. 15 Textf.
- Checchia-Rispoli, G.**, 1919. Su alcuni Rhabdocidarid ed in particolar modo sul *Rhabdocidarid remiger* (Ponzi) sp. del Monte Vaticano (Roma). Boll. soc. geol. Italiana. **38**. S. 71—82. Taf. IV.
- Jackson, R. T.**, 1918. Fossil echini of the Panama Canal zone and Costa Rica. Smithsonian. Inst. U. S. Nat. Mus. Bull. 103. S. 203—116. Taf. 46—52.
- Kirk, E.**, 1914. Notes on the fossil Crinoid Genus *Homocrinus* Hall. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **46**. S. 473—483.
- Lamber, J.**, 1916. Note sur quelques échinides de la grande oolithe (Bathonien) et du Callovien du massif de Porto-de-Moz (Portugal). Comm. da Comissão do Serviço Geol. de Portugal. **11**. 20 Abb.
- Lanquine, A.**, 1917. Sur un Ophiuridé du Rhétien des Alpes-Maritimes. Bull. Soc. Geol. de France. 1 Taf. 5 Textf.
- Ravn, J. P. J.**, 1918. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersøgelse. II. Række. Nr. 31. 39 S. 2 Taf. 2 Textf.

- Stefanini, G.**, 1919. Echinidi cretacei e terziari d'Egitto raccolti da Antonio Figari Bey, parte seconda. Boll. soc. geol. Italiana. **38**. S. 39—63. Taf. III.
- Vadasz, M. E.**, 1915. Die mediterranen Echinodermen Ungarns. Geologica hungarica. **1**. Fasc. 2. 178 S. Taf. VII—XII.
- Weller, S.**, 1916. 1. *Atractocrinus*, a new Crinoid Genus from the Richmond of Illinois. — 2. Description of a Ste. Genevieve Limestone Fauna from the Monroe County, Illinois. Contrib. fr. Walker Museum Chicago. **1**. Nr. 10.
- Wilson, H. E.**, 1916. Evolution of the Basal Plates in Monocyclic Crinoidea Camerata. I—III. Journ. of Geology Chicago. **24**. S. 488—510, 533—553, 665—684. Taf. 1—3, 10 Textf.

6. Brachiopoden.

- Böse, E.**, 1916. Contributions to the knowledge of Rhythofenia in the Permian of West Texas. Bull. Univers. of Texas. No. 55. 50 S. 3 Taf.
- Faura y Sans.** 1916. Contribucion a la fauna braquiopódica astiense de Vilacolum. Boll. S. Esp. de H. Nat.
- Grönwall, Karl A.**, 1917. The marine Carboniferous of north-east Greenland and its Brachiopod fauna. Medd. om Grönl. **43**. S. 511—618. 4 Taf.
- Hedström, H.**, 1917. Über einige mit der Schale befestigte Strophomenidae aus dem Obersilur Gotlands. Sveriges geol. undersök. Ser. C: No. 276. Årsbok 10. No. 2. Stockholm. S. 1—12. Taf. I—III.
- Morgan, J. de**, 1916. Note sur les Mollusques Brachiopodes des Faliens de la Touraine. Bull. soc. géol. de France. 60 Textf.
- Ravn, J. P. J.**, 1918. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersøgelse. II. Række. Nr. 31. 39 S. 2 Taf. 2 Textf.
- Richter, R.**, 1919. Zur Färbung fossiler Brachiopoden. Senckenbergiana Frankfurt a. M. **1**. Nr. 3. S. 83—96. 7 Textf.
- Vaughan, Arth.**, 1915. Correlation of Dinantian and Avonian. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 1—52. Taf. 1—7.

7. Mollusken.

- Arlt, Th.**, 1915. Zur Ausbreitung der Land- und Süßwassermollusken. Arch. f. Naturgesch. **81**. Abt. A. 4. Heft. S. 16—84.
- Baker, Fr. C.**, 1918. Post-glacial Molluska from the marls of Central Illinois. Journ. of Geology Chicago. **26**. S. 659—671.
- Cossmann, M.**, 1916. Les coquilles d'Orgon. Paris. 8 Taf.
- Dall, W. H.**, A monograph of the Molluscan Fauna of the Orthaulax Pugnax Zone of the Oligocene of Tampa, Florida. U. S. Nat. Mus. Bull. **90**. Smiths. Inst. Washington.
- Marshall, P.**, 1917. The Tertiary Molluscan Fauna of Pakaurangi Point, Kaipara Harbour. Transact. New Zealand Inst. Wellington. **50**.
- Martin, K.**, 1919. Unsere palaeozoologische Kenntnis von Java mit einleitenden Bemerkungen über die Geologie der Insel. Leiden. 4 Taf.

- Newton, B. B.**, 1916. On a fossiliferous Limestone from the North Sea. Quart. Journ. geol. soc. London. **72**. S. 7—22. Taf. II.
- Suter, H.**, 1914/15. Revision of the Tertiary Mollusca of New Zealand, Based on Type material. I, II. New Zealand Geol. Surv. Palaeont. Bull. No. 3. Wellington.
- Suter, H.**, 1915. Alphabetical hand-list of New Zealand Tertiary Mollusca. Sm. 4^o. Wellington.
- Suter, N.**, 1917. Descriptions of new Tertiary Mollusca occurring in New Zealand, accompanied by a few notes on necessary changes in nomenclature. Part I. New Zealand Geol. Surv. Wellington.

a) Lamellibranchiaten.

- Böhm, Joh.**, 1919. *Mya Klinghardti* nov. sp. aus der tertiären diamant-führenden Strandterrasse bei Bogenfels in Südwestafrika. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **71**. B. Monatsber. S. 78.
- Böhm, Joh.**, 1919. *Patella Wünschmanni* nov. sp. und die Fauna des Isenburgmergels bei Wernigerode. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **71**. B. Monatsber. S. 81—85. 2 Textf.
- Böse, E.**, 1919. On a new *Exogyra* from the Del Rio Clay and some observations on the Evolution of *Exogyra* in the Texas Cretaceous. Bull. Univ. of Texas. No. 1902. 22 S. 5 Taf. 1 Textf.
- Cossmann, M.**, 1915. Description de quelques Pélécy-podes jurassiques de France. 6. article. Paris. 6 Taf.
- Leuchs, K.**, 1919. Marines Oberkarbon im zentralen Tianschan. Sitzungsber. math.-phys. Kl. Bayer. Akad. d. Wiss. S. 217—228. 1 Taf. 2 Textf.
- Martin, K.**, 1917. Die altmiozäne Fauna des West-Progogebirges auf Java. B. Scaphopoda, Lamellibranchiata, Rhizopoda, Allgemeiner Teil. Samml. d. geol. Reichsmus. in Leiden. N. F. **2**. H. 7. S. 261—296. Mit Abb.
- Paris, E. T. und Richardson, L.**, 1916. Some Inferior-Oolite Pectinidae. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 521—534. Taf. 44 u. 45.
- Ravn, J. P. J.**, 1918. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersogelse. II. Række. Nr. 31. 39 S., 2 Taf. 2 Textf.
- Vidal, D. Ll. M.**, 1917. Geologia del Montsech. Junta de ciencias naturales de Barcelona. An. II. 1. Part. S. 115—128. Taf. VIII.

b) Gastropoden.

- Cossmann, M.**, 1916. Revision des Gastropodes du Montien. I. part. Bruxelles.
- Cossmann, M. und Peyrot**, 1916. Conchologie néogénique de l'Aquitaine. Vol. III. Gastropodes. Paris. 4^o. 17 Taf.
- Longstaff-Donald J.**, 1918. Supplementary notes on *Aclisina* De Koninck and *Aclisoides* Donald with descriptions of new species. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. 59—83. Taf. 5 u. 6.
- Martin, K.**, 1917. Die Gattung *Vicarya* d'Archiac. Samml. d. geol. Reichsmus. in Leiden. N. F. **2**. H. 7. S. 297—298.

Martin, K., 1916. Die Altmiozäne Fauna des West-Pragogeirges auf Java. A. Gastropoda. Samml. d. geol. Reichsmus. in Leiden. N. F. 2. H. 6. S. 223—261. 3 Taf. m. Abb.

Morgan, J. de, 1917. Observations sur les Auriculidés du Falunien de la Touraine. Bull. soc. géol. de France. 68 Textf.

c) Cephalopoden.

Abel, O., 1916. Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. Jena. Gustav Fischer.

Bellini, R., 1916. „Nautilus Subasii“ nuova forma del lias superiore. Neapel.

Böse, E., 1917. The Permo-Carboniferous Ammonoids of the Glass Mountains, West Texas, and their stratigraphical significance. Appendix: On some new Ammonoids and the succession of the Ammonoid-Bearing Horizons of the Permo-Carboniferous in Central-Texas. Bull. Univers. of Texas. No. 1762. 241 S. 11 Taf. 2 Textf. 2 Tab. im Text.

Buckman, S. S., 1918. Jurassic Chronologie. I. Lias. Quart. Journ. geol. soc. London. 73. S. 257—325. Taf. 26—31.

Buckman, S. S., 1919. Yorkshire type Ammonites. Vol. II—III. Pt. I. 12 Taf. London.

Crick, G. C., 1916. On Ammonitoceras Tovilense from the Lower Greensand (Aptien) of Kent. Proc. Malacol. Soc. London. 12. S. 118—120. Taf. VI.

Crick, G. C., 1916. On a gigantic Cephalopod Mandible. Geol. Magazine London. Dec. VI. 3. S. 260—264. 2 Textf.

Crick, G. C., 1916. On the carboniferous Goniatite Glyptoceras vesiculiferum. De Koninck sp. Proc. Malacol. Soc. London. 12. I. S. 47—52. 1 Textf.

Crick, G. C., 1917. The type-specimen of Crioceratites bowerbankii, J. de C. Sowerby. Proc. Malacol. Soc. London. 12. S. 138—139. Taf. VII.

Crick, G. C., 1917. Recent researches on the belemnite animal. Quart. Journ. geol. soc. London. 73. S. IV—V.

Crick, G. C., 1919. Ammonites navicularis, Mantell. Proc. Malacol. Soc. London. 13. S. 154—160. Taf. IV.

Diener, C., 1917. Über die Beziehungen zwischen den Belemnitidengattungen Aulacoceras Han., Asteroconites Tell und Dictyoconites Mojs. Sitzungsber. d. K. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Abt. I. 126. S. 495. 1 Textf.

Douvillé, R., 1916. Les Cosmocératides, histoire d'une famille d'Ammonites C. R. Ac. Sc. Paris.

Hoyer mann, Th., 1917. Über Dorsetensia Buckman und Ammonites Romani Opp. unter besonderer Berücksichtigung des Vorkommens bei Geerzen im Hilsgebiet. Tübingen. Inaug.-Diss. 64 S., 2 Textf.

Leuchs, K., 1919. Marines Oberkarbon im zentralen Tianschan. Sitzungsber. math.-phys. Kl. Bayer. Akad. d. Wiss. S. 217—228. 1 Taf. 2 Textf.

Nowak, Jan., 1916. Zur Bedeutung von Scaphites für die Gliederung der Oberkreide. Verh. d. K. K. geol. R.-A. Nr. 3. S. 55—67.

Ravn, J. P. J., 1918. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersøgelse. II. Række. Nr. 31. 39 S. 2 Taf. 2 Textf.

- Salfeld, H.**, 1919. Über einige Aspidoceraten aus dem nordwestdeutschen, nordfranzösischen und englischen Oberoxford und Kimmeridge mit Bemerkungen über die Familie der Aspidoceratinae Zittel. 12. Jahresber. Niedersächs. geol. Ver. Hannover. S. 21—31.
- Salfeld, H.**, 1919. Aspidoceraten aus dem nordwestdeutschen, nordfranzösischen und englischen Oberoxford und Kimmeridge und über die Familie Aspidoceras Zitteli. Hannover.
- Spath, L. F.**, 1914. On the development of *Tragophylloceras loscombi* (J. Sowerby). Quart. Journ. geol. soc. London. **70**. S. 336—361. Taf. 48—50. 3 Textf.
- Stolley, E.**, 1919. Die Systematik der Belemniten. 11. Jahresber. Niedersächs. geol. Ver. 1918. S. 1—59.
- Swinnerton, H. H. und Trueman, A. E.**, 1917. The morphology and development of the Ammonite Septum. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. 26—56. Taf. 2—4. 17 Textf.
- Taubenhaus, H.**, 1919. Die Ammoneen der Kreideformation Palästinas und Syriens. Inaug.-Diss. Breslau. 58 S. 5 Tab. S. a. Zeitschr. d. Deutschen Palästina-Vereins. **43**. 1920.

8. Würmer und Arthropoden.

- Barbour, E. H.**, 1914. Carboniferous Eurypterids of Nebraska. Amer. Journ. of Sc. 4. Ser. **38**. S. 507—510. 2 Textf.
- Bolton, H.**, 1914. On the Occurrence of a giant Dragon-Fly in the Radstock Coal Measures. Quart. Journ. geol. soc. London. **70**. S. 119—127. Taf. 18, 19.
- Bolton, H.**, 1916. On some Insects from the British Coal Measures. Quart. Journ. geol. soc. London. **72**. S. 43—61. Taf. 3 u. 4. 6 Textf.
- Born, A.**, 1919. Zur Organisation der Trilobiten. 1. Das Kopfschild von Chasmops Odini Eichw. Senckenbergiana. **1**. S. 159—171. 6 Textf.
- Clarke, J. M.**, 1918. Possible derivation of the Lepadid Barnacles from the Phyllopods. Proc. National Acad. Sciences. Albany. **4**. S. 384—386.
- Don, A. W. R. und Hickling, G.**, 1916. On *Parka decipiens*. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 648—665. Taf. 54—56.
- Illing, V. Chs.**, 1916. The Paradoxidian-Fauna of a part of the Stockingford Shales. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 386—448, Taf. 28—38. 1 Texttab.
- Meunier, Fern.**, 1918. Neue Beiträge über die fossilen Insekten aus der Braunkohle von Rott (Aquitani) im Siebengebirge (Rheinpreußen). Jahrb. pr. geol. L.-A. **39** (1919). T. I. S. 141—153. Taf. 10 u. 11. 10 Textf.
- Nicholas, Tr. Chs.**, 1916. Notes on the Trilobite Fauna of the Middle Cambrian of the St. Tudwal's Peninsula (Carnarvonshire). Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 451—471. Taf. 39.
- Richter, Rud. und E.**, 1919. Der Proetiden-Zweig *Astycoryphe-Tropidocoryphi-Pteroparia*. Senckenbergiana Frankfurt a. M. **1**. S. 1—17, 25—51. 18 Textf.

- Ruedemann, R.**, 1916. On the presence of a median eye in Trilobites. *Proc. National Acad. Sciences Albany.* **2.** S. 234—237.
- Ruedemann, R.**, 1918. The Phylogeny of the Acorn Barnacles. *Proc. National Acad. Sciences Albany.* **4.** S. 382—384. 1 Texttaf.
- Shuler, E. W.**, 1915. A new Ordovician Eurypterid. *Amer. Journ. of Sc.* **4.** Ser. 39. S. 551—554. 6 Textf.
- Smith, W. S.**, 1916. Stratigraphy of the Sky Komish Basin, Washington with report upon paleontology and paleophytology by Caroline A. Duror. *Journ. of Geology Chicago.* **24.** S. 559—582. 1 Fossiltextf.
- Stainier, Xa.**, 1916. On a new Eurypterid from the Belgian Coal Measures. *Quart. Journ. geol. soc. London.* **71.** S. 639—647. Taf. 53.
- Tesch, P.**, 1916. Permische trilobieten van Atjeh. *Tijdschr. v. h. Kon. Ned. Aardrijksk. Gen.* S. 610—611.
- Vidal, D. Bl. M.**, 1917. Geologia del Montsech. Junta de ciències naturals de Barcelona. An. II. 1. Part. S. 115—128. Taf. XI.
- Vodges, A. W.**, 1895—1917. Palaeozoic Crustacea. San Diego. 4^o.
- Withers, Th. H.**, 1914. Some Cretaceous and Tertiary Cirripedes referred to Pollicipes. London. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* **8.** Ser. **14.** S. 167—206. 2 Taf.

9. Wirbeltiere.

- De Angelis d'Ossat, G.**, 1919. Sulla geologia della provincia di Roma. — XV. Vertebrati fossili nella lignite presso S. Cosimato (Valle dell'Aniene). *Boll. soc. geol. Italiana.* **38.** S. 34—38.
- Osborn, H. T.**, 1915 1916. Fossil Vertebrates in the American Museum of Natural History-Department of Vertebrate Palaeontology. Bd **4** (1915), Bd **5** (1916).
- v. Seidlitz, W.**, 1917. Über die vordiluviale Wirbeltierfauna Mittelthüringens. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* **55.** N. F. **48.** 3 Textf.
- Williston, W.**, 1916. The Osteology of some American Permian Vertebrates. II. Contribution fr. Walker Museum, Chicago. **1.** Nr. 9.
- Williston, W.**, 1916. Synopsis of the American Permo-Carboniferous Tetrapoda. Contribution fr. Walker Museum, Chicago. **1.** Nr. 9.
- Woodward, A. S.**, 1916. The use of the higher vertebrates in stratigraphical geology. *Quart. Journ. geol. soc. London.* **72.** S. LXV—LXXVI.

10. Fische.

- Andersson, E.**, 1916. Über einige Trias-Fische aus der Cava Trefontane, Tessin. *Bull. Geol. Inst. Upsala.* **15.** S. 13—34. Taf. I—III.
- Brahms, H.**, 1918. Die Fischfauna des Barrémien bei Hildesheim. Inaug.-Diss. Tübingen. Druck Leipzig. 92 S.
- Braun, E. B.**, 1916. The Lower Embarras of Wyoming and its Fauna. *Journ. of Geology Chicago.* **24.** S. 639—664. Taf. 1—6. 6 Textf.
- Hennig, Edw.**, 1918. Über *Ptycholepis bollensis* Ag. Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. in Württemberg. **74.** S. 173—182. 1 Textf. Taf. III.

- Hussakof, L.**, 1916. Discovery of the Great Lake Trout, *Cristivomer namaycush*, in the Pleistocene of Wisconsin. *Journ. of Geology Chicago*. **24**. S. 685—689. 2 Textf.
- Jaekel, O.**, 1919. Die Mundbildung der Placodermen. Berlin. 17. Fig.
- Neumayer, L.**, 1919. Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Darmkanal fossiler Fische. *Abh. bayr. Akad. d. Wiss. Math.-phys. Kl.* **29**. 2. Abh. 28 S., 4 Taf.
- Schlosser, M.**, 1917. Zeitliche und räumliche Verbreitung und Stammesgeschichte der fossilen Fische. *Sitzungsber. Math.-phys. Kl. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. München*. S. 131—150.
- Stensiø, E. A. von**, 1917. Notes on a Crossopterygian fish from the upper Devonian of Spitzbergen. *Bull. Geol. Inst. Upsala*. **16**. S. 115—124. Taf. IV—VI.
- Stensiø, E. A. von**, 1918. Notes on some fish remains collected at Hornsund by the Norwegian Spitzbergen Expedition in 1917. *Norsk geologisk Tidsskrift*. **5**. S. 75—78. 1 Textf.
- Woodward, A. S.**, 1915. The use of fossil Fishes in Stratigraphical Geology. *Quart. Journ. geol. soc. London*. **71**. S. LXII—LXXV. 2 Textf.
- Woodward, A. S.**, 1916. On a New Species of *Edestus* from the Upper Carboniferous of Yorkshire. With a geological appendix by John Pringle. *Quart. Journ. geol. soc. London*. **72**. S. 1—6. Taf. 1. 1 Textf.

11. Amphibien und Reptilien.

- Arlt, Th.**, 1916. Die Ausbreitung der Lurche. *Archiv f. Naturgesch.* **82**. Abt. A. 6. Heft. S. 94—151.
- Del Campana, D.**, 1919. Nova fossili di Chelonio nel Miocene superiore di Capudjlar presso Salonicco. *Boll. soc. geol. Italiana*. **38**. S. 1—6. Taf. I.
- Gilmore, C. W.**, 1917. Brachyceratops, a Ceratopsian Dinosaur from the Two Medicine Formation of Montana, with notes on associated fossiles Reptiles. *U. S. geol. surv. Wash., Prof. Pap.* 103.
- Harrassowitz, H. L. F.**, 1919. Eocäne Schildkröten von Messel bei Darmstadt. *Centralbl. f. Min. usw.* S. 147—154.
- Hernández Pacheco**, 1917. Hallazgo de tortugas gigantescas en el mioceno de Alcalá de Henares. *Bol. Soc. Esp. de Hist. Nat.*
- Lambe, L. M.**, 1917. The Cretaceous Theropodous Dinosaur *Gorgosaurus*. *Canada Geol. Surv. Ottawa. Memoir* 100.
- Mook, Chs. C.**, 1918. The habitat of the Sauropod Dinosaurs. *Journ. of Geology Chicago*. **26**. S. 459—470.
- Matthew, W. D.**, 1915. Dinosaurs, with special reference to the American Museum Collections. New York. 162 S. 1 Taf. 48 Textf.
- Mehl, M. G.**, 1916. *Caimanoidea Visheri*, a new Crocodilian from the Oligocene of South Dakota. *Journ. of Geology Chicago*. **24**. S. 47—56 4 Textf.
- Vidal, D. Ll. M.**, 1917. Geología del Montsech. *Junta de ciències naturals de Barcelona. An. II*. 1. Part. S. 115—128. Taf. X.
- Wepfer, E.**, 1919. Stegocephalenfunde bei Villingen. *Mitt. d. Bad. Landesver. f. Naturk. u. Naturschutz. Freiburg i. Br. N. F.* **1**. S. 56—57. Vorl. Mitt.

- Williston, S. W.**, 1916. The skeleton of *Trimerorhachis*. Journ. of Geology Chicago. **24**. S. 291—297. 3 Textf.
- Williston, S. W.**, 1917. *Labidosaurus* Cope, a Lower Permian *Cotylosaur* Reptile from Texas. Journ. of Geology Chicago. **25**. S. 309—321. 9 Textf.
- Williston, S. W.**, 1917. The phylogeny and classification of Reptiles. Journ. of Geology Chicago. **25**. S. 411—421. 5 Textf.
- Willruth, K.**, 1917. Die Fährten von *Chirotherium*. Dissertation Halle. 48 S. 4 Taf.

12. Vögel.

- Andrews, C. W.**, 1916. *Gigantornis Eaglesomei* nov. gen. et sp. Geol. Mag. N. S. **3**. S. 333.
- Andrews, C. W.**, 1917. A gigantic eocene bird. Geol. Mag. N. S. **4**. S. 469—471.
- Arlt, Th.**, 1915. Die Ausbreitung der Vögel. Archiv. f. Naturgesch. **81**. Abt. A. 12. Heft. S. 13—135.
- Bate, M. A.**, 1916. Fossile Wirbeltierreste aus der Har Dalam-Höhle in Malta. Geol. Mag. N. S. **3**. S. 332—333.
- Fejérváry, G. J.**, 1917. Anoures fossiles des couches préglaciaires de Püspökföld en Hongrie. En considération spéciale du développement phylétique du sacrum chez les anoures. Inaug.-Diss. Földtani Közlöny Budapest. **47**. 37 S. Taf. 3.
- Heilmann, G.**, 1912—1916. Vorruvaerende Viden om Fuglenes Afstamning. Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift. 398 S.
- Heilmann, G.**, 1916. Fuglenes Afstamning. Kjöbenhavn. S. VIII + 398, 215 Textf. (z. T. auf Taf.).
- Lambrecht, K.**, 1916. Geschichte und Bibliographie der Palaeornithologie. *Aquila*, Zeitschr. d. K. Ung. Ornithol. Centrale. Budapest. **23**. S. 215 bis 307, 483—507.
- Lambrecht, K.**, 1917. „A madarak ösei“ (Die vorzeitlichen Vögel). Természettudományi Közlöny Budapest. **49**. S. 589—618. 20 Textf.
- Matthew, W. D. und Granger, W.**, 1917. A gigantic eocene bird. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **37**. S. 307—326. Taf. 13.
- Oudemans, A. C.**, 1917. *Leguatia gigantea* Schleg. *Ardea*, Zeitschr. d. Niederl. Ornith. Vereinig. S. 37—55. Taf. 1. 3 Textf.
- Oudemans, A. C.**, 1917. Naar aanleiding van de vondst van een Gevelsteen mit Dodo-beeld van 1561 te Vere. Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. II. Sekt. **19**. Nr. 4. 140 S. 15 Taf.
- Petroniewicz, B., und Woodward, A. S.**, 1917. On the development from the matrix of further parts of the skeleton of the *Archaeopteryx* preserved in the Geological Department of the British Museum (Nat. Hist.). Geol. Mag. N. S. **4**. S. 41.
- Shufeldt, R. W.**, 1915. A critical study of the fossil bird *Gallinuloides Wyomingensis* Eastman. Journ. of Geology. Chicago. **23**. S. 619—634. 2 Textf.

- Shufeldt, R. W.**, 1916. New extinct bird from South Carolina. *Geol. Mag. N. S.* **3**. S. 343—347. Taf. 15.
- Studer, Th.**, 1916. Diluviale Vogelarten der Schweiz. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.* **2**. S. 175—176.
- Wetmore, Al.**, 1917. The relationships of the fossil bird *Palaeochenoides Mioceanus*. *Journ. of Geology Chicago*. **25**. S. 555—557. 1 Textf.

13. Säugetiere.

- Abel, Oth.**, 1919. Das Entwicklungszentrum der Hominiden. *Sitzungsber. d. Anthrop. Ges. Wien*. 1918/19. S. 25—29.
- Airaghi, C.**, 1918. Sui molari d'Elefanti delle alluvioni Lombarde. Osserv. sulla filogenia e scomparsa di alcuni Proboscidi. Pavia.
- Antonius, O.**, 1919. Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen *Hipparion* und *Equus*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **20**. S. 273—295.
- Dawson, Chs. und Woodward, A. S.**, 1915. On a bone implement from Piltown (Sussex). *Quart. Journ. geol. soc. London*. **71**. S. 144—149. Taf. 14. 1 Textf.
- Deperet, Ch.**, 1917. Monographie de la faune de Mammifères fossiles du Ludien inférieur de Cusset-les-Bains (Gard). C. R. Ac. Sc. Paris.
- Dietrich, W. O.**, 1919. Vergleichende kranilogische Bemerkungen über *Mastodon Pentelici* G. & L. *Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin*. S. 45—61. 5 Textf.
- Fritsch, G.**, 1918. Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen. *Zeitschr. f. Ethnologie*. S. 1—11. Taf. 1—3.
- Van Giffen, A. E.**, 1917. Statistisch-biologische gegevens voor de palethnographie. *Verh. v. h. XVI^{de} nederlandsch nat.- en geneesk. congres op 12, 13 en 14 April 1917*. S. 256—257.
- Gilmore, Charles W.**, 1919. A mounted skeleton of *Dimetrodon gigas* in the United States National Museum with notes on the skeletal anatomy. *Proc. U. S. Nat. Mus. Washington*. **56**. S. 525—539. Taf. 70—73.
- Hennig, Edw.**, 1919. Die Entstehung des Säugerzahns und die Paläontologie. *Naturw. Wochenschrift N. F.* **18**. S. 745—751.
- Keller, C.**, 1919. Die Stammesgeschichte unserer Haustiere. 2. Aufl. Leipzig. 29 Fig.
- Kormos, Th.**, 1915. Über krankhafte Veränderungen an fossilen Knochen. (Ungarisch mit deutsch. Res.) *Allattani Közlemenyek Budapest*. **14**. S. 244—262. 18 Textf. 1 Taf.
- Leuthardt, F.**, 1916. Über fossile Huftierreste aus dem Diluvium der Umgebung von Basel. *Tätigkeitsber. d. naturf. Ges. Baselland 1911—16*. S. 151—169.
- Merriam, J. C.**, 1916. Mammalian Remains from the Chanac Formation of the Tejon Hills, California and from a late Tertiary Formation at Ironside Oregon. Berkeley. 24 Textf.
- Osborn, H. F.**, 1919. Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America, iconographic type revision. New York.

- Peach, B. N. und Horne, J.**, 1917. The Bone-Cave in the Valley of Allt nan Uamh (Burn of the Caves), near Inchnadamff, Assynt, Sutherlandshire. With Notes on the Bonesfound in the Cave, by E. T. Newton. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. **37**. S. 327—349. 4 Taf. 6 Textf.
- Repelin, J.**, 1916. Sur de nouvelles espèces de Rhinocerotides de l'oligocène de France. C. R. Ac. Sc. Paris.
- Revilliod, P.**, 1917. Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires. I. partie. Mém. soc. pal. suisse. **43**.
- Revilliod, P.**, 1919. L'état actuel de nos connaissances sur les Chiroptères fossiles (Note préliminaire). C. R. des séances d. l. Soc. d. Phys. et d'Hist. Naturelle de Genève. **36**. S. 93—96.
- Schlesinger, G.**, 1918. Die stratigraphische Bedeutung der europäischen Mastodonten. Mitt. d. geol. Ges. Wien. **11**. S. 129—166. Taf. 2—7.
- Schréter, Z.**, 1917. Kurze geologische Mitteilungen. Földtani Közlöny Budapest. **47**. H. 1—3.
- Soergel, W.**, 1919. Der Siebenschläfer aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **71**. S. 59—79. Taf. III. 1 Textf.
- Studer, Th., und Gerber, E.**, 1919. Tierreste aus einer Höhle von Keibhorn, Mitt. naturf. Ges. Bern a. d. Jahre 1918. S. 119—133. 5 Textf.
- Woodward, A. S.**, 1914. On the Lower Jaw of an Anthropoid Ape (*Dryopithecus*) from the Upper Miocene of Lérida (Spain). Quart. Journ. geol. soc. London. **70**. S. 316—320. Taf. 44. 2 Textf.

14. Mensch.

- Bartucz, L.**, 1916. Das in der Höhle Büaöspeszt gefundene neolithische Menschen skelett. Barlangkutató Budapest. **4**. S. 167—185. 5 Textf.
- Elliot, G. F. Scott**, 1915. Prehistoric Man and his history. A sketch of the history of Mankind from the earliest times. London. 8^o.
- Elsner, F. W.**, 1917. Die Unterkiefer der spätdiluvialen Fundstätte „Hohlerfels“ bei Nürnberg und ihre rassenmorphologische Bedeutung. Arch. f. Anthropol. N. F. **15**. Heft 5. Braunschweig. S. 313—336. 2 Taf. 27 Textf.
- Fritsch, G.**, 1918. Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen. Zeitschr. f. Ethnologie. S. 1—11. Taf. 1—3.
- Heilborn, Ad.**, 1918. Der Mensch der Urzeit. 4 Vorlesungen aus der Entwicklungsgeschichte des Menschengeschlechtes. 3. Aufl. Leipzig. 47 Fig.
- Horst, M.**, 1918/19. Die natürlichen Grundstämme der Menschheit. Berlin. Zweite erw. Aufl. 58 S. 6 Taf.
- Killermann, S.**, 1919. Urgeschichte des Menschen. Regensburg. 356 Abb.
- Miller, G. S.**, 1915. The Jaw of the Piltdown Man. Smithson. Misc. Coll. **65**. No. 12. 31 S. 5 Taf.
- Mötefindt, Hugo**, 1914. Die Ergänzung der Weichteile an vorgeschichtlichen Schädeln. Mannus. **6**. S. 89—96. 3 Textf.
- Müller, G. S.**, 1915. The Jaw of the Piltdown Man. Smithson. Miscell. Coll. **65**. No. 12. S. 1—31. 5 Taf.
- Obermaier, H.** El hombre fósil. Comisión de investigaciones paléontológicas y prehistóricas. No. 9. 397 S, 1 K. 18 Taf. 122 Textf.

- Osborn, H. F.**, 1916. Men of the old stone age. Their environment, life and art. New York. 8°.
- Pandler, Fr.**, 1917/18. Cro-Magnon-Studien. Eine geschichtliche und programmatische Skizze. *Anthropos*. **12/13**. H. 3/4. S. 641—694.
- Schiefferdecker, P.**, 1919. Über die Differenzierung der tierischen Kau-muskeln zu menschlichen Sprachmuskeln. *Biol. Centralbl.* **39**. S. 421 bis 432.
- Schuchardt, C.**, 1919. Alteuropa in seiner Kultur- und Stilentwicklung. Straßburg-Berlin. XII u. 350 S. 4°. 35 Taf. 101 Textf. Darin: Die Menschenrassen. S. 16 ff.
- Schürer, Waldheim H. v.**, 1919. Vorgeschichtliche menschliche Funde aus Stillfried. *Mitt. Anthropol. Ges. Wien*. **48**. S. 247—630.
- Schultze, M.**, 1916. Eine Schädelkühlotte mit Trepanöffnung von Balzweiler, Kreis Hohensalza. *Manus.* S. 241—244. 3 Textf.
- Sellards, E. H., Chamberlin, R. T., Vaughan, Th. W., Hrdlicka, A., Hay, O. P. und MacCurdy, G. G.**, 1917. Symposium on the age and relations of the fossil human remains found at Vero, Florida. *Journ. of Geology Chicago*. **25**, S. 1—62. 8 Textf.
- Smith, G. E.**, 1916. Fossil human skull found at Talgai, Darling Downs (Queensland) in 1914. *Quart. Journ. geol. soc. London*. **72**. S. V—VI.
- Smith, G. E.**, 1917. Primitive Man. *Proc. British Acad. London*. **7**.
- Verworn, M., Bonnet, R. und Steinmann, G.**, 1919. Der diluviale Menschenfund von Obercassel bei Bonn. Wiesbaden, J. F. Bergmann. gr. 4°. 193 S. 28 Taf. 42 Textf.
- Virchow, Hans**, 1916. Über gerade Oberschenkelknochen. *Zeitschr. f. Ethnologie*. S. 145, 146. 1 Abb. (Pithecanthropus).
- Virchow, Hans**, 1916. Zahnbogen und Alveolarbogen. *Zeitschr. f. Ethnologie*. S. 277—295. Taf. III. 20 Textf. (Ehringsdorfer Unterkiefer.)
- Werth, E.**, 1916. Die Auflösung des Eoanthropus Dawsoni. *Zeitschr. f. Ethnologie*. S. 261—264. 1 Abb.
- Werth, Emil**, 1919. Der tertiäre Mensch. *Prähist. Zeitschr.* **10**. S. 1—40. 16 Textf.
- Woodward, A. S.**, 1917. Fourth note on the Piltdown Gravel, with evidence of a second skull of Eoanthropus Dawsoni. With an appendix by Prof. G. E. Smith. *Quart. Journ. geol. soc. London*. **73**. S. 1—10. Taf. 1. 2 Textf.

15. Pflanzen.

- Antevs, E.**, 1919. Die liassische Flora des Hörsandsteins. *Kungl. svensk. Vetensk. Handlingar Stockholm*. **59**. No. 8. 71 S, 6 Taf. 4 Textf.
- Arber, E. A. N.**, 1917. The Earlier Mesozoic Flores of New Zealand. *New Zealand Geol. Surv. Wellington, Paleontol. Bull.* **6**.
- Berry, Edw. W.**, 1915. The age of the Cretaceous Flora of Southern New York and New England. *Journ. of Geology Chicago*. **23**. S. 608—618.
- Berry, Edw. W.**, 1915. The fossil Plants from Vero, Florida. *Journ. of Geology*. **25**. S. 661—666.

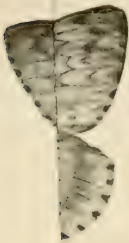
- Berry, E. W., 1917. The Lower Eocene Floras of Southeastern North-America. U. St. Geol. Surv. Prof. Pap. 91. Washington.
- Blaauw, A. H., 1917. De Kiezelwieren als „Gidsfossielen“ voor onze alluviale gronden (Kieselalgen). Verh. v. h. Geol. Mijnb. Gen. v. Nederland en Koloniën. Geol. ser. Dl. II. Stuk 5. S. 183—196.
- Blink, H., 1907. De uitbreiding der venen over de arde en hun uitgestrektheid. Tijdschr. v. econom. geogr. Jaarg. 8. S. 167—170.
- Blink, H., 1917. Het veen en de veenindustrie in Nederland. Tijdschr. v. econom. geogr. Jaarg. 8. S. 12—21, 41—53. 1 Karte.
- Boden, K., 1919. Die pliocänen Ablagerungen im Gebiet des Oberlaufs der Vezouse in Lothringen. Sitzungsber. math.-phys. Kl. bayr. Akad. d. Wiss. S. 229—257. 1 Karte. 2 Textf.
- Brockmann-Jerosch, H., 1919. Weitere Gesichtspunkte zur Beurteilung der Dryasflora. In „Heim-Festschrift“. Vierteljahrsschrift d. Naturf. Ges. Zürich. 64.
- Burlingame, L. L., 1915. The origin and the relationships of the Araucarians. Bot. Gaz. 60. Chicago.
- Chaney, R. W., 1918. The ecological significance of the Eagle Creek Flora of the Columbia River gorge. Journ. of Geology. 26. S. 577—592. 4 Textf.
- Ellis, D., 1918. Phycomycetous Fungi from the English Lower Coal Measures. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 38. S. 130—145. 1 Taf. 8 Textf.
- Garwood, Edm. J., 1919. On the Geology of the Old Radnor District, with special reference to an Algal Development in the Woolhope Limestone. (Darin Besch. v. *Solenopora gracilis*, sp. nov.) Quart. Journ. geol. soc. London. 74. 1918. S. 1—29. Taf. 1—7. 1 Textf.
- Gothan, W. und Zimmermann, E., 1919. Pflanzliche und tierische Fossilien der deutschen Braunkohlenlager. Halle.
- Holden, R., 1917. On the anatomy of two palaeozoic stems of India. Ann. of Bot. 31. London.
- Holden, R., 1914. Contributions of the Anatomy of Mesozoic Conifers II. Bot. Gaz. 56. Chicago.
- Holden, R., 1915. Jurassic Wood from Scotland. New Phytologist. 14. Cambridge.
- Jacobsohn, J., 1917. Über ein fossiles Holz aus dem Flysch der Wiener Umgebung. Österr. Bot. Zeitschr. 66. Wien.
- Jeffrey, E. C. und Scott, D. H., 1914. On fossil plants showing structure, from Kentucky. Transact. Roy. Soc. London. 205.
- Jongmanns, W. J., 1915. List of the species of Calamites with enumeration of the figures as far as they are doubtful or indeterminable or belong to other species. Meded. 's Rijks herbarium, Leiden. No. 24. 41 S.
- Kräusel, R., 1918. Einige Bemerkungen zur Bestimmung fossiler Koniferenhölzer. Österr. Bot. Zeitschr. 67. Wien.
- Kräusel, R., 1917. Zur Bestimmung fossiler Blattabdrücke. Naturw. Wochenschrift. N. F. 16.
- Kräusel, R., 1919. Die fossilen Koniferenhölzer (unter Ausschuß von *Araucarioxylon* Kraus). Palaeontographica. 62. 5. und 6. Lfg. S. 185 bis 275.

- Lee, W. T. und Knowlton, F. H.**, 1917. Geology and Paleontology of the Raton Mesa and other regions in Colorado and New Mexico. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. No. 101. 450 S. 103 Taf. 16 Textf.
- Leuthardt, F.**, 1916. Die Flora der Keuperablagerungen im Basler Jura. Tätigkeitsber. d. naturf. Ges. Baselland. 1911—16. S. 122—150.
- Lozano, Eur. D.**, 1916. Descripcion de unas plantas liasicas de Huayacocotla, Ver. Algunas plantas de la flora liasica de Huauchinango, Pue. Bol. Inst. geol. de Mexico. No. 34. 18 S. 9 Taf.
- Marty, P.**, 1916. Magnolia fossile des Arkosas de Ravel (Puy-de-Dôme). Bull. soc. géol. de France. 18 Textf.
- Matson, G. C. und Berry, F. W.** The Pliocene Citronelle Formation of the Gulf Coastal Plain and its Flora. Washington. 4^o. 42 S. 16 Taf. 3 Textf.
- Nathorst, A. G.**, 1919. Ginkgo adiantoides (Unger) Heer im Tertiär Spitzbergens nebst einer kurzen Übersicht der übrigen fossilen Ginkgophyten desselben Landes. Geol. Fören. i Stockholm Förh. 41. S. 234—248. 4 Textf.
- Nathorst, A. G.**, 1919. Die erste Entdeckung der fossilen Dryasflora in der Schweiz. Geol. Fören. i Stockholm Förh. 41. S. 454—456.
- Nathorst, A. G.**, 1919. Zwei kleine paläobotanische Notizen. Geol. Fören. i Stockholm Förh. 41. S. 457—459.
- Potonić, H.**, 1919. Lehrbuch der Palaeobotanik mit besonderer Rücksicht auf die Bedürfnisse des Geologen. 1. Teil. 2. Aufl. bearb. v. W. Gothan. Berlin. Gebrüder Borntraeger. Zahlr. Textabb.
- Reid, Cl.**, 1916. The Planis of the Late Glacial Deposits of the Lea Valley. Quart. Journ. geol. soc. London. 71. S. 155—161. Taf. 15.
- Schierbeek, A.**, 1917. De studie der venen. Met een uitgebreide literatuurlijst. Tijdschr. v. h. kon. nederl. aardrijksk. gen. 2. Ser. Deel. 34. S. 505—545. 2 Taf.
- Schierbeek, A.**, 1917. Een en ander over drijftillen (Schwingmoore). Verh. v. h. XVI^e nederl. nat.- en geneesk. congres. op. 12, 13 en 14 April 1917. S. 600—607.
- Schlagintweit, O.**, 1919. Weichselia Mantelli im nordöstlichen Venezuela. Centralbl. f. Min. usw. S. 315—319.
- Seward, A.**, 1898—1917. Fossil plants. Text-book for students of botany and geology. Vol. I—III. Thallophyta-Cycadophyta. Cambridge.
- Seward, A.**, 1919. Fossil plants. Text-book for students of botany and geology. Vol. IV. Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. Cambridge.
- Sifton, H. B.**, 1915. On the occurrence and significance of „Bars of Sanio“ in the Cycads. Bot. Gaz. 60. Chicago.
- Sinnot, Edm. W.**, 1916. A botanical criterion of the antiquity of the Angiosperms. Journ. of Geology. Chicago. 24. S. 777—782.
- Smith, W. S.**, 1916. Stratigraphy of the Sky Komish Basin Washington. With report upon paleontology and paleophytology by Caroline A. Duror. Journ. of Geology. Chicago. 24. S. 559—582. 10 Fossiltextf.
- Stopes, M. C.**, 1917. Recent researches on Mesozoic „Cycads“ (Bennettitales). Quart. Journ. geol. soc. London. 73. S. VI—VIII.

- Stopes, M. C.**, 1915. The Cretaceous Flora II. Cat. Mesoz. Plants. Brit. Mus. London.
- Stopes, M. C.**, 1916. An early type of Abietineae. Ann. of Bot. London. **30**.
- Stopes, M. C.**, 1915. Catalogue of Mesozoic Plants in the department of geology. British Museums (Natural History), Part 2 — Lower Greensand (Aptian) Plants of Britain.
- Vidal, D. Ll. M.**, 1917. Geología del Montsech. Junta de ciencias naturales de Barcelona. Ann. II. 1. Part. S. 115—128. Taf. XII.
- Weber, H. A.**, 1919. Über spät- und postglaziale lakustrine und fluviatile Ablagerungen in der Wyhraniederung bei Lobstädt und Borna und die Chronologie der Postglazialzeit Mitteleuropas. Abh. naturw. Ver. Bremen. **24**. H. 1. S. 189—268. 2 Textf. 2 Übersichten. 1 Textfossiltaf. 2 Schlußtaf.
- Wieland, G. R.**, 1914. La flora liasica de la Mixteca Alta. Bol. Inst. Geolog. de Mexico. **31**. 165 S. 50 Taf. 9 Textf.
- Yasui, K.**, 1917. A fossil wood of Sequoia from the Tertiary of Japan. Ann. of Bot. **31**. London.
- Zeiller, R.**, 1914. Travaux de biologie végétale. Sur quelques plantes wealdiennes recueillies au Pérou par M. le Capitaine Berthou. 8°. Nemours.

16. Problematica.

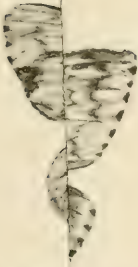
- van Tuyl, Fr. M.**, 1916. A contribution to the Oolite problem. Journ. of Geology. Chicago. **24**. S. 792—797. 6 Textf.



19



20



23



24



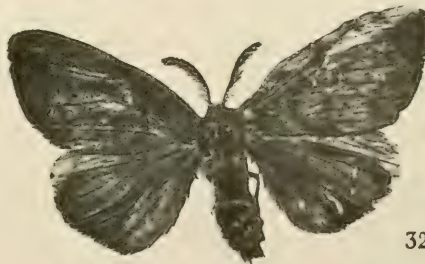
27



28



31



32



35



36









57



58



61



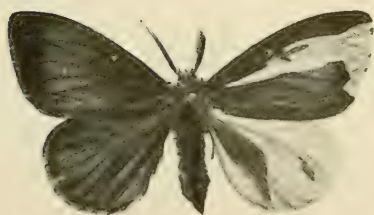
62



65



66



69



70



73



74



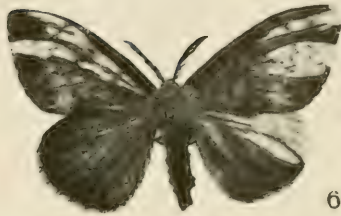
59



60



63



64



67



68



71



72



75



76



77



78



81



82



85



86



89



90



93



94



79



80



83



84



87



88



91



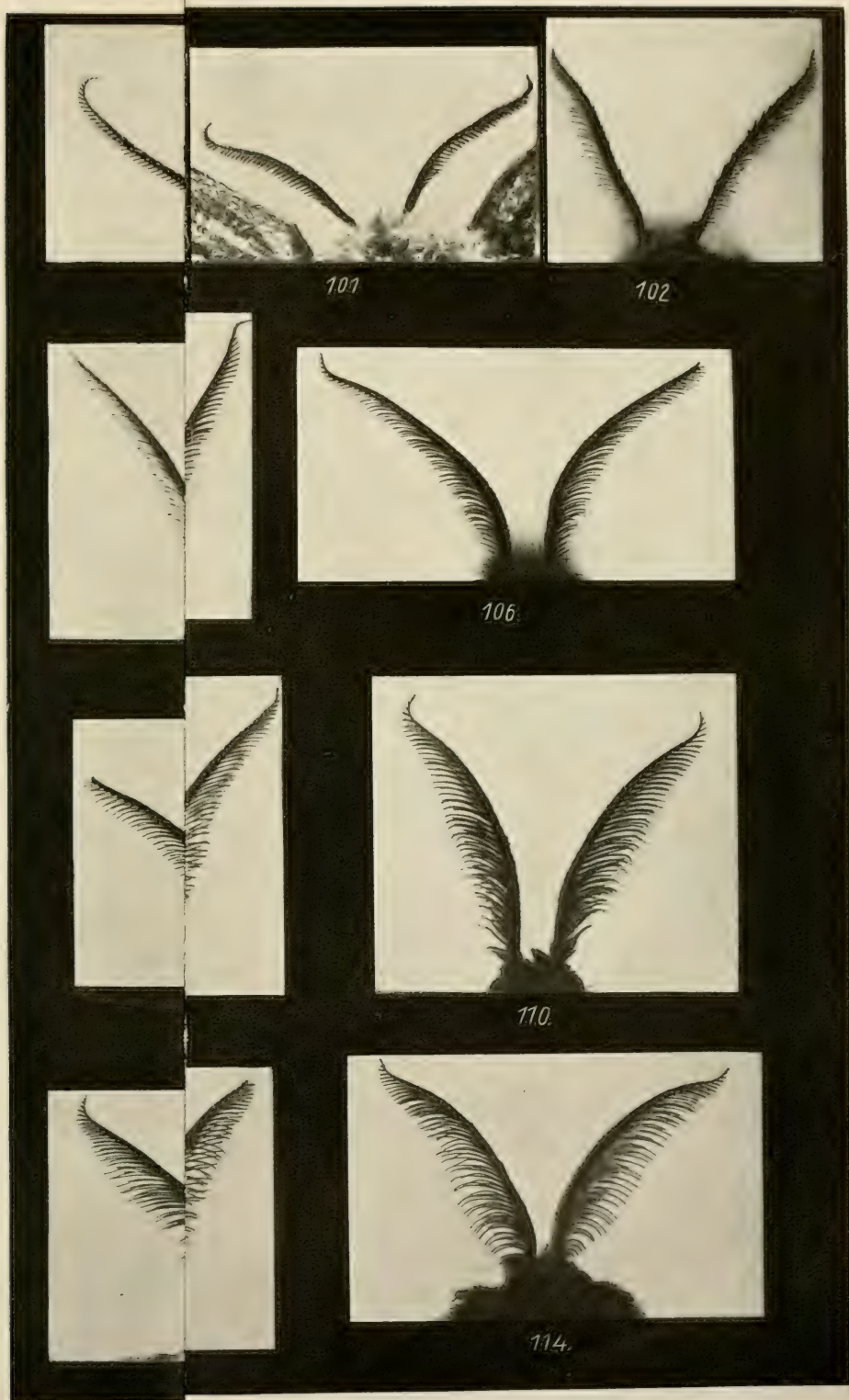
92



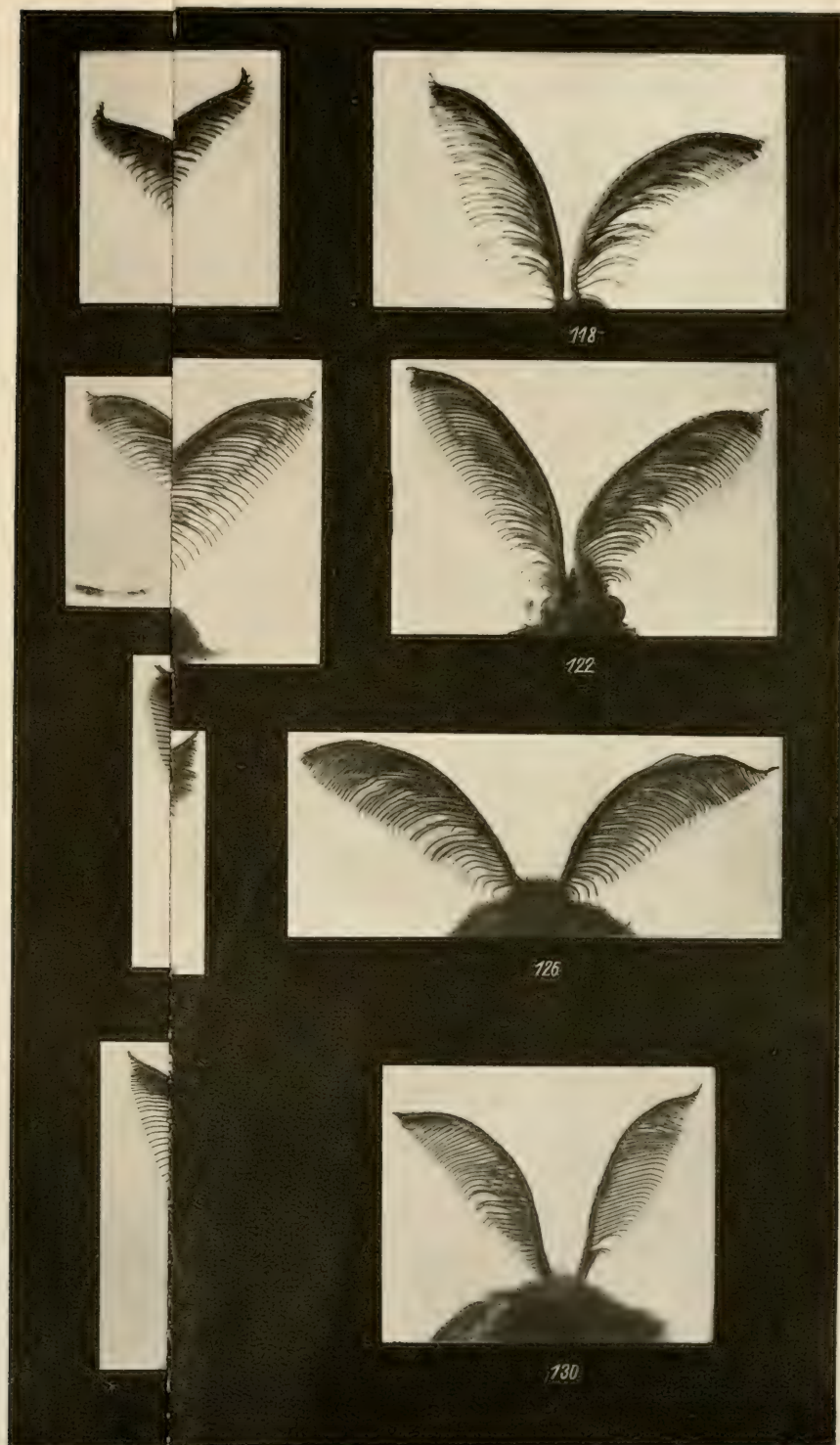
95

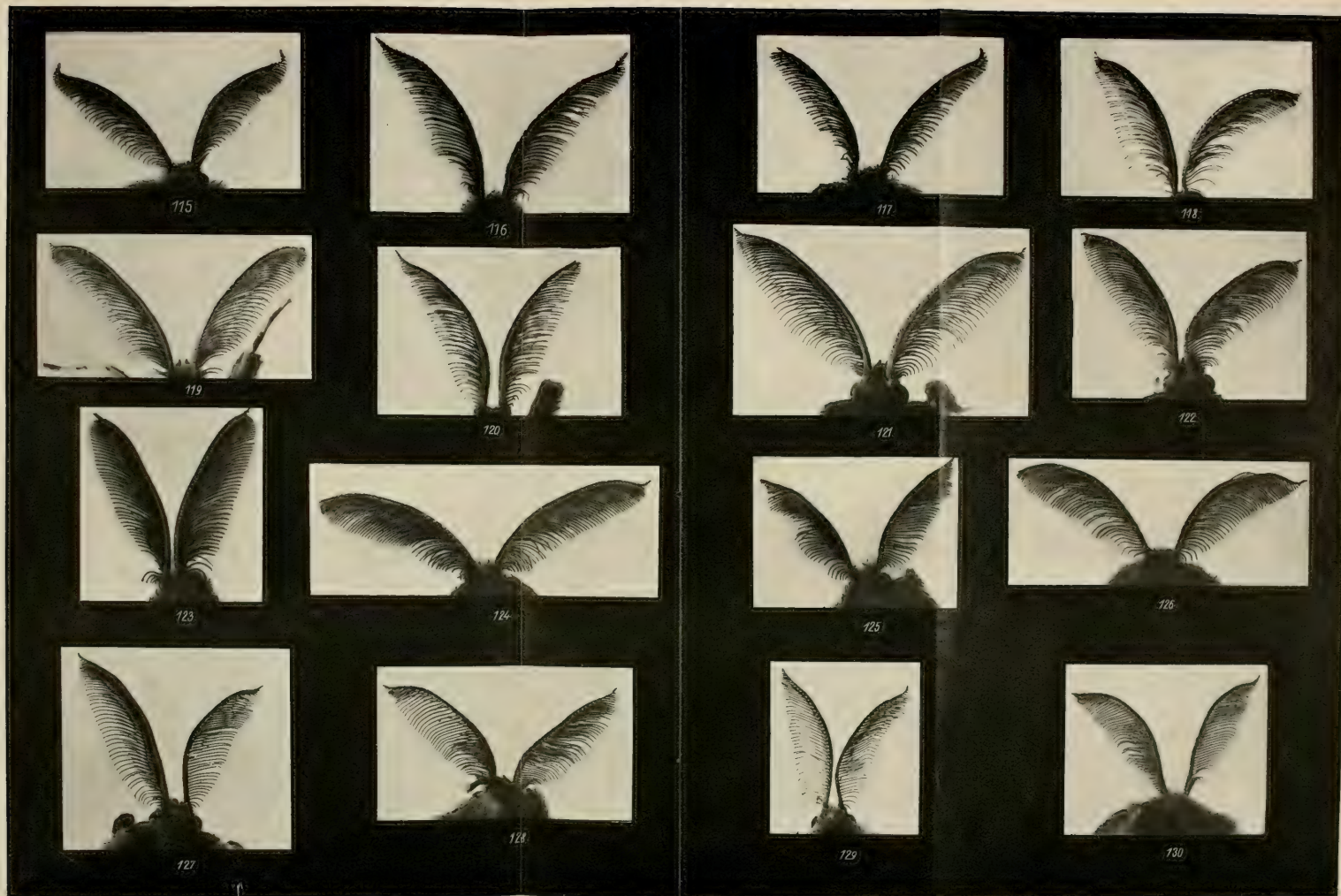


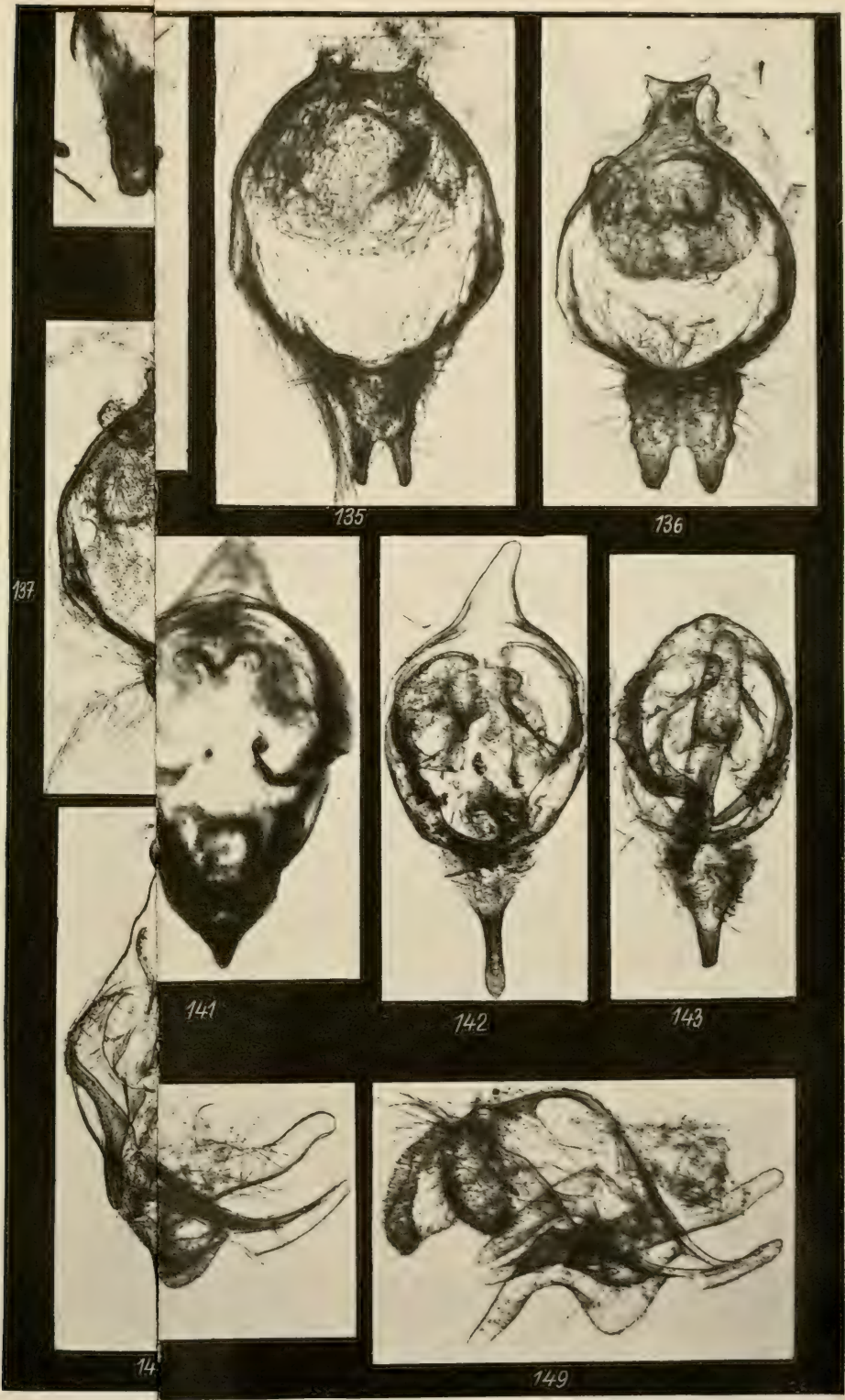
96

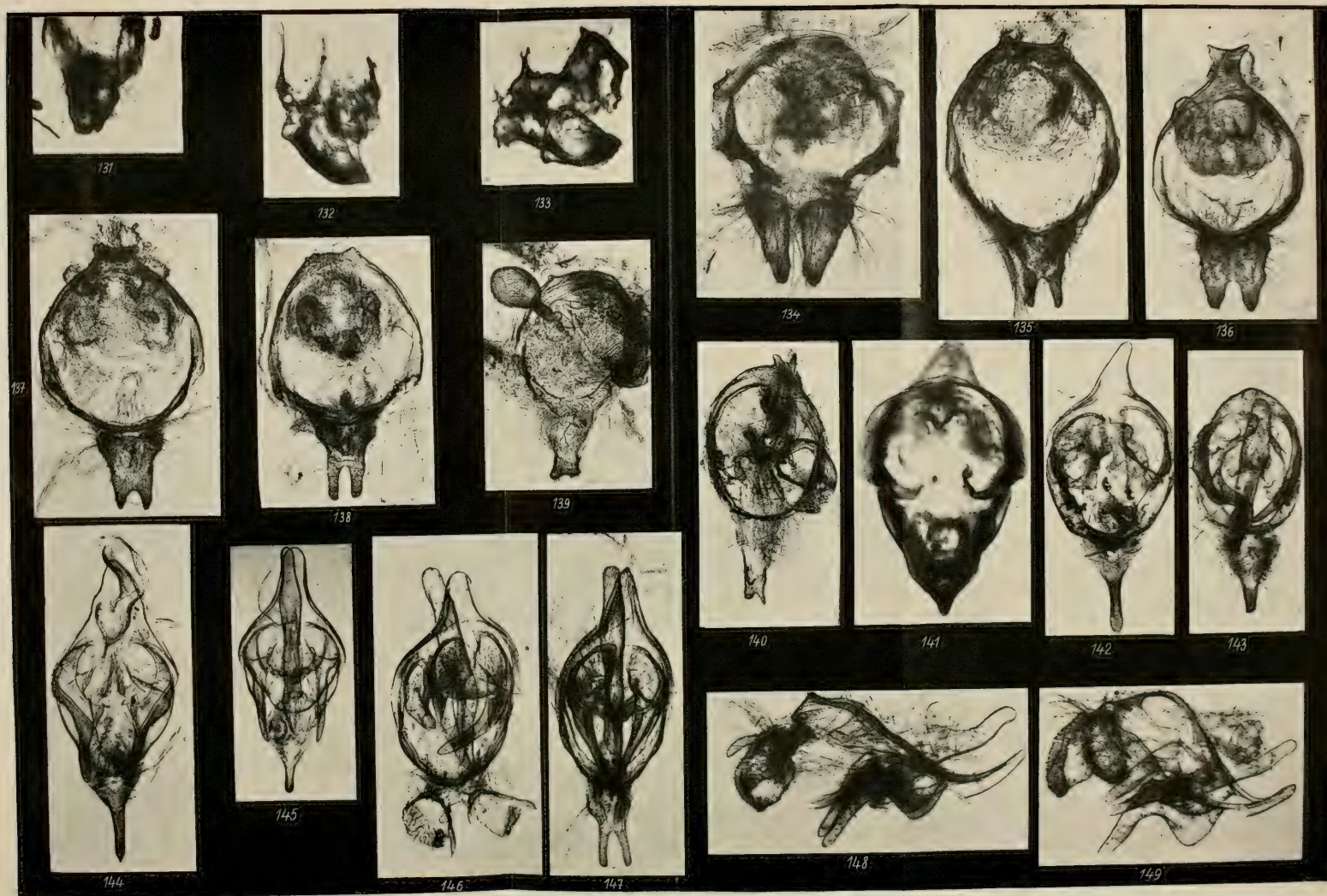








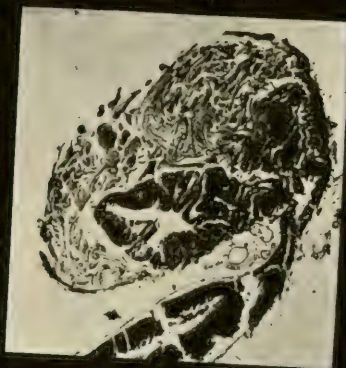




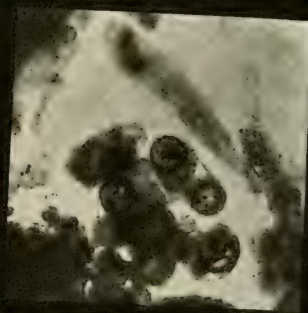
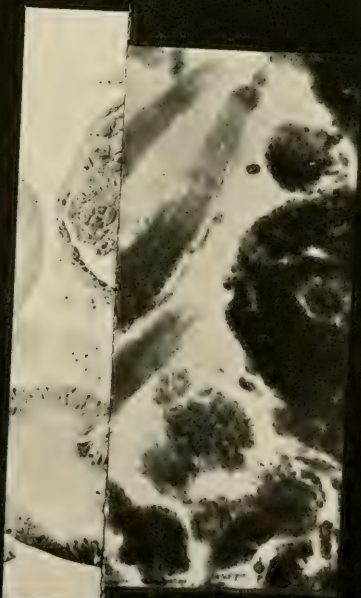




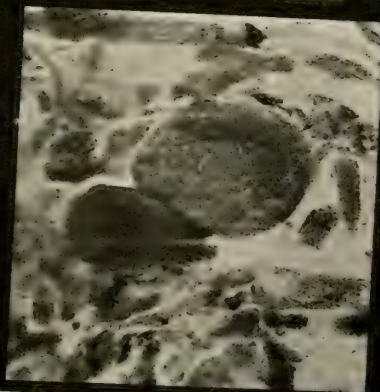
158



159



163



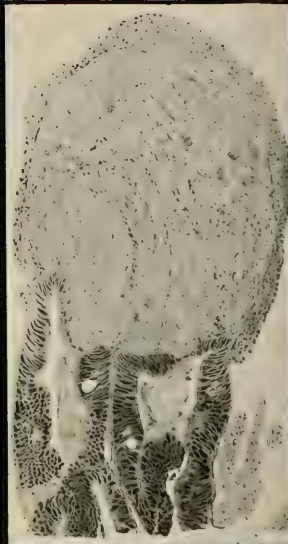
164



155



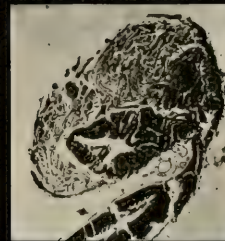
156



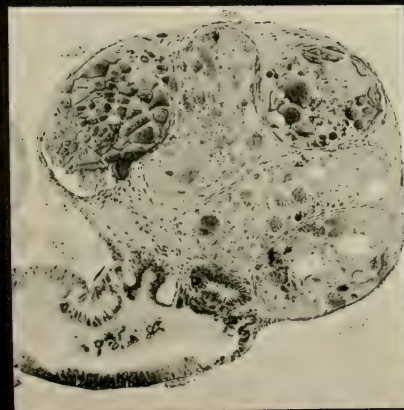
157



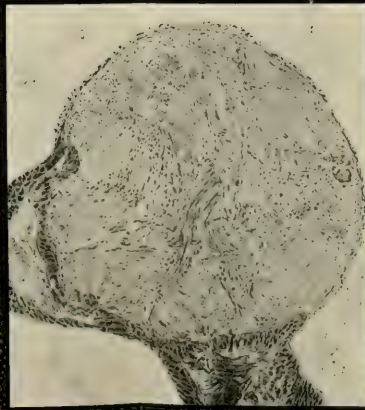
158



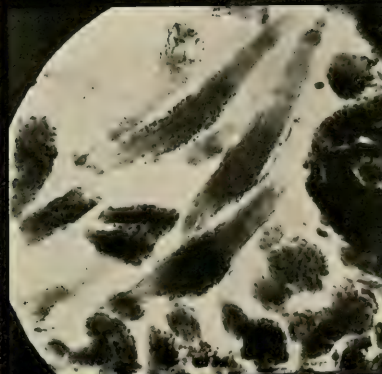
159



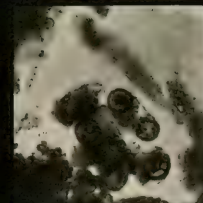
160



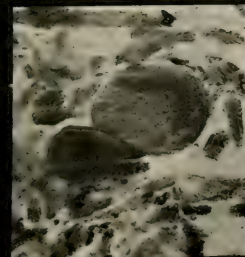
161



162



163



164



Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig

Goldschmidt: **Lymantria**

New York Botanical Garden Library



3 5185 00289 1982

